R 3966

HALIOTIS

VOL. 24
1994 (1995)

issn 0397.765 x

SOCIETE FRANÇAISE DE MALACOLOGIE

Haliotis, revue de la Société Française de Malacologie, est ouverte à des articles originaux couvrant tous les aspects de l'étude des Mollusques. Son rythme de parution est en principe annuel, avec un ou plusieurs fascicules.

La soumission d'un manuscrit à *Haliotis* sous-entend qu'il n'est pas publié ou sous presse ailleurs. Les auteurs qui désireront utiliser ultérieurement des matériaux publiés dans *Haliotis* devront préalablement obtenir la permission de la S.F.M.

Le nombre de pages par article est en principe limité à 12, sauf accord préalable avec le comité de rédaction.

Soumission des manuscrits

Les textes doivent être saisis sous un traitement de texte d'usage courant. Il sera soumis dans un premier temps deux exemplaires tirés sur format A4 avec double interligne, ainsi que l'original et deux copies des illustrations. Les manuscrits sont à adresser au secrétariat général de la S.F.M., 55 rue Buffon, 75005 Paris, ou à un des membres du comité de rédaction.

Le manuscrit sera lu par un ou plusieurs spécialistes choisi(s) par le comité de rédaction, dont les commentaires seront adressés à l'auteur (sous forme anonyme ou non au choix du rapporteur). L'auteur a l'obligation de prendre en considération les commentaires du rapporteur et adressera s'il y a lieu une version révisée ainsi qu'une copie de la disquette de texte. Le comité de rédaction prendra, au vu des commentaires du rapporteur, une décision d'acceptation ou de refus du manuscrit.

Organisation du texte

- titre concis et informatif: pensez qu'il doit servir à l'indexation. Si le titre contient un nom de genre ou d'espèce peu connu, ce nom sera accompagné du nom d'un taxon supraspécifique
- prénoms (en entier) et noms des auteurs
- adresses des auteurs.
- "abstract" en Anglais, précédé du titre en Anglais.
- résumé (dans la langue du texte de l'article) exposant les principaux résultats, mais pas de descriptions de taxa nouveaux éventuellement introduits dans l'article.
- texte proprement dit comprenant, dans cet ordre, Introduction, Matériel et méthodes, Résultats, Discussion, Conclusions, Remerciements, Bibliographie.

Les niveaux hiérarchiques de sous-titres seront limités le plus possible. Les sous-titres ne seront en aucun cas numérotés.

Illustrations

Seules les illustrations en noir et blanc seront prises en charge par la revue. Le surcoût des illustrations en couleur sera à la charge des auteurs.

Les illustrations doivent être de bonne qualité, prêtes à clicher. Les dessins seront de préférence réalisés à une dimension supérieure à leur taille finale, et seront accompagnés d'une photocopie réduite à la taille finale désirée par l'auteur. La dimension des lettrages utilisés devra tenir compte de cette réduction et leur taille une fois réduite sera au moins de 1,5 mm. Pour les tableaux et graphiques, des tirages d'imprimante laser ou à jet d'encre sur papier sont acceptables comme originaux. Les cartes devront faire figurer des coordonnées géographiques et avoir un cadre.

Les photographies seront montées avec leurs lettrages définitifs, à la dimension sous laquelle elles doivent être publiées. Les planches photographiques mesurent au maximum 16,5 x 23 cm.

Toutes les figures doivent être numérotées en une série unique, qu'il s'agisse de dessins, de photographies montées en planche ou de graphiques. Les tableaux (comportant exclusivement du texte ou des chiffres, à l'exclusion de graphiques) seront numérotés en une autre série. Les légendes des figures et des tableaux seront regroupées sur une feuille à part, et copiées également dans la disquette. Les auteurs pourront indiquer dans le texte la position souhaitée des figures et tableaux.

(suite sur la 3e page de couverture)

MUSEUM

Haliotis **24** : 1-12 (1995) Société Française de Malacologie

R 3966

A comparative method for easy assessment of coastal TBT pollution by the degree of imposex in Prosobranch species

Eberhard STROBEN[1], *Ulrike SCHULTE-OEHLMANN*[1], *Pio FIORONI*[1] *and Jörg OEHLMANN*[1,2]

RESUME

Une méthode comparative pour la détermination de la pollution par le TBT d'un environnement côtier par le degré d'imposex des espèces de prosobranches

Le tributylétain (TBT) est un biocide puissant dont l'utilisation dans des peintures antisalissures a de graves répercussions sur beaucoup d'organismes marins. La sensibilité envers le phénomène d'imposex, produite par des conditions pathologiques variées et par des concentrations relativement basses de ce biocide est la plus grande chez les Gastéropodes Prosobranches. L'imposex (Smith, 1971) ou pseudohermaphrodisme (Jenner, 1979) est en effet induit à partir des concentrations de 0,5 ng TBT-Sn/l; il réduit chez des espèces très sensibles la reproduction ou provoque même la stérilité.

Dans des études de suivi à long terme, le degré d'imposex d'une population peut être évalué grâce à différents indices tels que l'indice VDS (vas deferens séquence) et la longueur moyenne du pénis. Comme l'évolution de l'imposex est initiée par le TBT et dépend de la durée d'exposition et de la concentration de ce composé, la pollution d'une région côtière peut être détectée en analysant le niveau d'imposex chez les diverses espèces de cette région. Les analyses chimiques du TBT dans l'eau de mer et les tissus demandent beaucoup de temps et sont relativement coûteuses. En conséquence, une méthode plus facile mais éprouvée est souhaitable pour déterminer les teneurs en TBT dans l'environnement. Notre article présente une échelle graduée qui permet de déterminer la pollution d'un environnement côtier en fonction de l'intensité d'imposex calculée pour les populations correspondantes des six espèces différents (*Trivia arctica*, *Trivia monacha*, *Nucella lapillus*, *Ocenebra erinacea*, *Hinia reticulata* et *Hinia incrassata*).

ABSTRACT

Tributyltin (TBT) is applied as a biocide in various formulations, and its use in marine antifouling paints has an adverse impact on nontarget organisms. Of the pathological conditions produced by this biocide in animals at relatively low concentrations, none rivals that of the imposex phenomenon in prosobranch gastropods speaking in terms of sensitivity. Imposex (Smith, 1971) or pseudo-

[1] Institut für Spezielle Zoologie und Vergleichende Embryologie der Universität Münster, Hüfferstr. 1, D-48149 Münster, Germany

[2] Present address: Internationales Hochschulinstitut Zittau, Lehrstuhl für Umweltverfahrenstechnik, Markt 23, D-02763 Zittau., German

BIBL. DU MUSEUM PARIS

hermaphroditism (Jenner, 1979) is induced by TBT-concentrations as low as 0.5 ng TBT as Sn/l and leads at higher concentrations to sterilization of females and reproductive failure in very sensitive species.

The degree of imposex in a population can by determined by different biomonitoring indices, e.g. the vas deferens sequence (VDS) index and the average female penis length. Because imposex development is initiated by TBT in a time and concentration dependent manner, also the TBT pollution of a coastal region can by detected by analysing the imposex levels of different species in this area. The analysis of organotin compounds in water and tissues is time consuming and expensive. Consequently, there is an urgent demand for a simple, but reliable, method to assess TBT concentrations in the environment. The relationships presented in this publication allow calculating the TBT pollution of the coastal environment based on imposex intensities in populations of six different species (*Trivia arctica, Trivia monacha, Nucella lapillus, Ocenebra erinacea, Hinia reticulata* and *Hinia incrassata*).

INTRODUCTION

TBT (tributyltin) is used as a biocide in marine antifouling paints and many other applications. It causes morphological malformations and a reduction of reproductive capability in various systematic groups (for review: Bryan and Gibbs, 1991). As the impact of TBT on nontarget organisms became apparent in the early 1980s, France was the the first European country to draw up regulations to control TBT emission and banned the use of TBT antifoulings on small boats (length <25 m) in 1982. But up to now the TBT pollution of coastal waters is still high (Oehlmann *et al.*, 1993) and further controls are necessary.

Because the analysis of organotin compounds in sea water and tissue is rather difficult, time consuming and expensive, the determination of an easily detectable morphological parameter would give useful results. The imposex phenomenon of prosobranchs, i.e. the formation of a penis and/or vas deferens on females of gonochoristic species, has proved to be the most sensitive and precise parameter to assess TBT pollution in the marine environment (Gibbs *et al.*, 1987; Fioroni *et al.*, 1991; Oehlmann *et al.*, 1991, 1992; Stroben *et al.*, 1992a, b, c).

In the past a lot of different stages and indices were established as morphological parameters for TBT pollution. The percentage of imposex affected females in a population (e.g. Féral, 1974, 1976; Saavedra Alvarez and Ellis, 1990) has limited sensitivity. Gibbs and Bryan (1986) established three and Gibbs *et al.* (1987) six imposex stages for *Nucella lapillus* on British coasts. The system of our group (e.g. Fioroni *et al.*, 1991; Oehlmann *et al.*, 1991) is more comprehensive by distinguishing different types in the stages 1-3. It allows describing the imposex phenomenon in French populations of *N. lapillus* and in many other species of caenogastropods (e.g. Mediterranean genera of *Murex* (*Trunculariopsis*), including subtidal species like *Buccinum undatum* or *Colus gracilis*). These species therefore become suitable for biomonitoring purposes.

The stages/types allow calculating different indices established by Gibbs *et al.* (1987). These are the VDS (vas deferens sequence) index (mean imposex stage of a population), the FPL (average female penis length), and the RPS (relative penis size) index ([mean length of female penis^3 ÷ mean length of male penis^3] · 100). There is also the RPL (relative penis length) index (uncubed RPS), which was established by Huet (1992), Stewart *et al.* (1992) and Stroben *et al.* (1992a-c).

Due to high seasonal variations in male penis lengths, RPS and RPL values exhibit considerable fluctuations during the year. The VDS index and the FPL are not affected by seasonal variations (Stroben *et al.*, 1994). They have been used in various surveys (Huet, 1992; Stewart *et al.*, 1992; Kohn and Almasi, 1993; Oehlmann *et al.*, 1993).

In this article we report the VDS index and the FPL of prosobranch populations from different species at the same localities. Comparisons with the determined TBT concentrations in ambient sea water allow calibrating the analysed species as sentinel organisms for easy TBT biomonitoring.

MATERIALS AND METHODS

The external topography of more than 23,000 specimens of *Trivia arctica* (Pulteney, 1799), *Trivia monacha* (Da Costa, 1778), *Nucella lapillus* (Linné, 1758), *Ocenebra erinacea* (Linné, 1758), *Hinia incrassata* (Ström, 1768) and *Hinia reticulata* (Linné, 1758), collected at 64 stations along the French Atlantic coast between March 1988 and May 1992 was examined. A map indicating these sampling locations is given in Oehlmann *et al.* (1993). Before the shell was cracked with a vise, the snails were narcotized using 7% $MgCl_2$ in distilled water. Shell and aperture height and the external dimensions of the genital tract including vas deferens extension and penis length were measured to the nearest 0.1 mm.

For all populations (sample size ≥30 specimens) the FPL and the VDS index were calculated (for details Oehlmann *et al.*, 1991, 1992; Stroben *et al.*, 1992a-c). Values above 4.0 indicate that at least a portion of the females in the population is sterilized. A value of 0 demonstrates that no imposex affected females can be found in the sample. Our imposex development scheme with 6 stages (Fig. 1), furthermore divided in 3 different types (a-c), represents the three main forms of imposex development. It has the advantage also of including the 6 stages first introduced by Gibbs *et al.* (1987) and proves to be applicable to all imposex-affected species described up to now. Stage 0 is a normal female without any male sex characters. In most species imposex development is initiated by the formation of a primordial penis (stage 1a) or a short distal vas deferens section behind the right ocular tentacle (stage 1b). In a few muricids (e.g. *Nucella lapillus, Nucella canaliculata, Nucella emarginata, Nucella lamellosa, Ocenebra lurida, Searlesia dira*) a short vas deferens section infolds at the bottom of the mantle cavity close to the genital papilla (stage 1c). The dogwhelk *N. lapillus* is the only species which is characterized by both centres of vas deferens development. From the stages 1a-c to stage 4, the extension of vas deferens and/or penis is increasing. Stage 4 with its penis with penis duct and a continuous vas deferens up to the vulva is the last still fertile stage of imposex development. In stage 4⁺ the vas deferens passes the vaginal opening and runs into the ventral channel of the capsule gland. This stage is only frequent in buccinids (*Buccinum undatum* and *Hinia reticulata*) and is missing in muricids.

TBT-induced sterilization (stages 5 and 6) occurs generally in muricid gastropods. Sterilization is either caused by a blockade of the pallial oviduct (stages 5a, b) or by a splitted bursa copulatrix and capsule gland (stage 5c). The first possibility prevents the deposition of egg capsules resulting in an accumulation of abortive capsular material in the pallial oviduct (stages 6a, b); the second prevents copulation and capsule formation.

In young and sexual immature specimens of *Nucella lapillus* (Gibbs *et al.*, 1988; Oehlmann *et al.*, 1991), *Ocenebra erinacea* (Gibbs *et al.*, 1990) and *Ocinebrina aciculata* (Oehlmann *et al.*, 1994) a protogyne sex-change can be induced by high TBT concentrations.

A sample size of 30 specimens for determination of the imposex expression in a population has revealed as sufficient. Different calculations basing on 60 or more specimens gave the same values as the calculation on the base of only 30 individuals (Oehlmann, 1994; Stroben, 1994).

The determination of TBT in sea water was performed as described in Stroben *et al.* (1992b). Water samples of 0.5 or 1.0 l were taken in polycarbonate bottles at a depth of 0.5 m below water surface, acidified with 5 or 10 ml of concentrated HCl (Merck "suprapur") and extracted with 5 or 10 ml of hexane (pesticide grade) for 30 min on an automatic shaker. TBT as Sn (TBT-Sn) was determined in the hexane extract after shaking with 1.5 or 3 ml 1N NaOH for 3 min using a Perkin-Elmer HGA-500 attached to a Perkin-Elmer 5000 AAS (wave length 224.6 nm; slit 0.7 nm; injection volume 25 µl). Internal standardization (standard addition with spiked samples) was employed. Certified reference material (CRM: PACS-1, National Research Council of Canada) was analysed additionally. Our results were within the standard deviation of the certified values for the CRM. Recovery factors were 91.4 ± 8.4%. The detection limit (3σ) was 1.5 ng TBT-Sn/l.

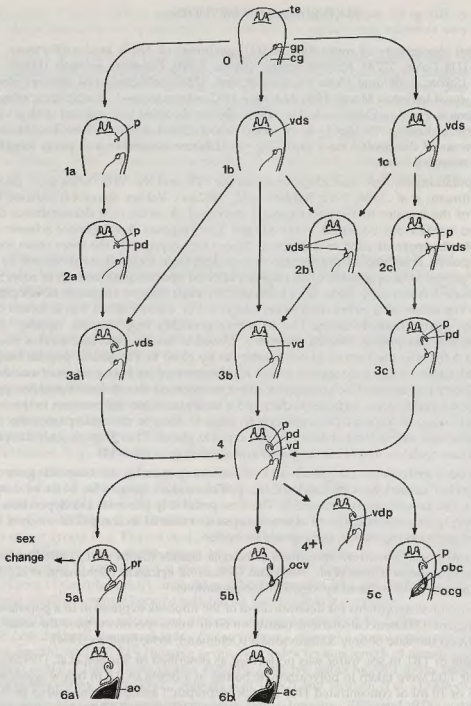


Figure 1. General scheme of imposex development in prosobranchs, with the stages 0 (normal female), the imposex stages 1-6 (divided in the types a-c) and sex change. ac: abortive capsules, cg: capsule gland, gp: genital papilla, obc: open bursa copulatrix, ocg: open capsule gland, ocv: occlusion of the vulva, p: penis without duct, pd: penis with duct, pr: prostate, te: tentacle, vd: vas deferens, vdp: vas deferens passage into the capsule gland, vds: vas deferens section.

RESULTS AND DISCUSSION

For all imposex-affected prosobranchs, e.g. *Nucella lapillus* (Gibbs *et al.*, 1987; Oehlmann *et al.*, 1991), *Ilyanassa obsoleta* (Bryan *et al.*, 1989), *Ocenebra erinacea* (Gibbs *et al.*, 1990; Oehlmann *et al.*, 1992), *Ocinebrina aciculata* (Oehlmann *et al.*, 1994), *Hinia reticulata* (Stroben *et al.*, 1992b, c), *Trivia arctica* and *Trivia monacha* (Stroben *et al.*, 1992a), the spatial distribution of imposex in relation to boating activity suggests that these species have potentials as bioindicators of TBT contamination. The imposex phenomenon has been successfully used in TBT biomonitoring studies in Scotland (Bailey and Davies, 1988a, b, 1989), England (Gibbs *et al.*, 1990; Gibbs *et al.*, 1991), Ireland (Duggan *et al.*, 1988), France (Huet, 1992; Oehlmann *et al.*, 1993) and outside Europe. Imposex surveys were also carried out in the United States (Short *et al.*, 1989; Saavedra Alvarez and Ellis, 1990), Canada (Bright and Ellis, 1990), southeast Asia (Ellis and Pattisina, 1990), New Zealand (Smith and McVeagh, 1991; Stewart *et al.*, 1992) and Australia (Kohn and Almasi, 1993; Wilson *et al.*, 1993). In most investigations muricid gastropods and very often *Nucella lapillus* were used as sentinel organisms. Little attention was payed to other systematic groups like mesogastropods and buccinids.

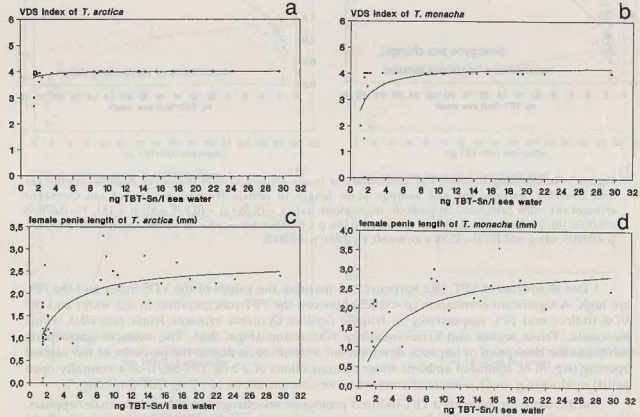


Figure 2. Relationship between TBT concentrations in sea water and VDS indices of *Trivia arctiva* **(a)** and *Tivia monacha* **(b)** and average penis length of female *Trivia arctiva* **(c)** and *Tirvia monacha* **(d)** with calculated hyperbolic regressions:
(a): $y = (4.03 \cdot x)+(0.111 + x)$; $n = 38$; $r = 0.404$; $p < 0.005$. **(b)**: $y = (4.29 \cdot x)+(0.701 + x)$; $n = 29$; $r = 0.466$; $p < 0.005$.
(c): $y = (2.69 \cdot x)+(2.26 + x)$; $n = 38$; $r = 0.750$; $p < 0.0005$. **(d)**: $y = (3.25 \cdot x)+(4.50 + x)$; $n = 32$; $r = 0.761$; $p < 0.0005$.

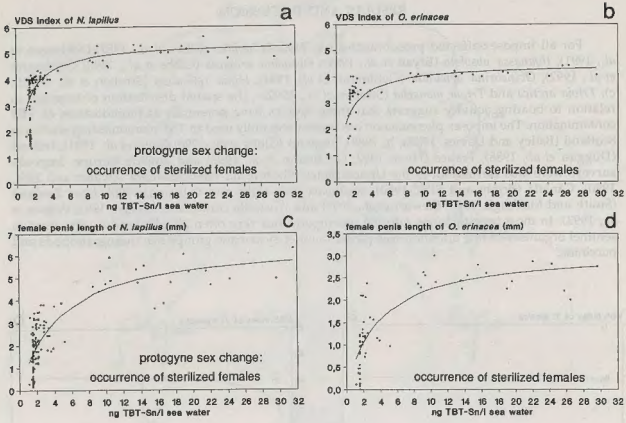


Figure 3. Relationship between TBT concentrations in sea water and VDS indices of *Nucella lapillus* **(a)** and *Ocenebra erinacea* **(b)** and average penis length of female *Nucella lapillus* **(c)** and *Ocenebra erinacea* **(d)** with calculated hyperbolic regressions: **(a)**: $y = (5.38 \cdot x) + (0.974 + x)$; $n = 131$; $r = 0.678$; $p < 0.0005$. **(b)**: $y = (4.48 \cdot x) + (1.11 + x)$; $n = 60$; $r = 0.684$; $p < 0.0005$. **(c)**: $y = (6.63 \cdot x) + (4.67 + x)$; $n = 131$; $r = 0.831$; $p < 0.0005$. **(d)**: $y = (3.11 \cdot x) + (3.84 + x)$; $n = 60$; $r = 0.841$; $p < 0.0005$.

Close to sources of TBT, like harbours and marinas, the values of the VDS index and the FPL are high. A significant correlation ($p < 0.005$) between the TBT concentration in sea water and the VDS indices and FPL respectively in *Nucella lapillus*, *Ocenebra erinacea*, *Hinia reticulata*, *Hinia incrassata*, *Trivia arctica* and *Trivia monacha* was found (Figs. 2-4). The muricid gastropods exhibit as the final point of imposex development a sterilization due to the blockage of the vaginal opening (e.g. in *N. lapillus* at ambient water concentrations of ≥ 2 ng TBT-Sn/l) or a ventrally open pallial oviduct (e.g. in *O. erinacea* at ambient water concentrations of ≥ 8 ng TBT-Sn/l (Fig. 3).

Furthermore for muricids a TBT-induced protogyne sex-change (from female to male) appears. In young and sexually immature specimens, oogenesis is suppressed at TBT levels above a threshold of 25 ng TBT-Sn/l in *Nucella lapillus* (Gibbs *et al.*, 1988), and below 2 ng TBT-Sn/l in *Ocinebrina aciculata* (Oehlmann *et al.*, 1994). Oogenesis is then replaced by spermatogenesis. Parallel to the beginning of sperm production, the female sex organs of the pallial oviduct are supplanted partially or totally by the corresponding male formations. It seems doubtful whether or not these sex-change specimens can act as functional males. The more or less extensive female parts of their genital tract may prevent their reproductive success.

Our comparative analyses give evidence for systematic trends within the Prosobranchia concerning imposex expression and TBT sensitivity. Carnivorous mesogastropods like *Trivia* species exhibit a high TBT sensitivity but no sterilization effects (Fig. 2). The Buccinidae (Fig. 4) also show no sterilization but great interspecific differences of TBT sensitivity. E.g. *Hinia reticulata* demonstrates a much higher sensitivity than the smaller species *Hinia incrassata*. Although in buccinids and mesogastropods obvious imposex characteristics can be observed at very low environmental TBT concentrations, the muricid species exhibit the greatest TBT sensitivity and most marked species-specific threshold concentrations for the occurrence of sterilized females.

The fact that at many sampling stations imposex affected species can be found together in the same habitat allows a direct comparison of their TBT sensitivity on the base of imposex development. Our analyses show that *Ocinebrina aciculata* exhibits the greatest TBT sensitivity (Oehlmann *et al.*, 1994) followed by *Nucella lapillus, Ocenebra erinacea, Trivia arctica* and *Trivia monacha, Hinia reticulata* and at last *Hinia incrassata* (Tab. 1).

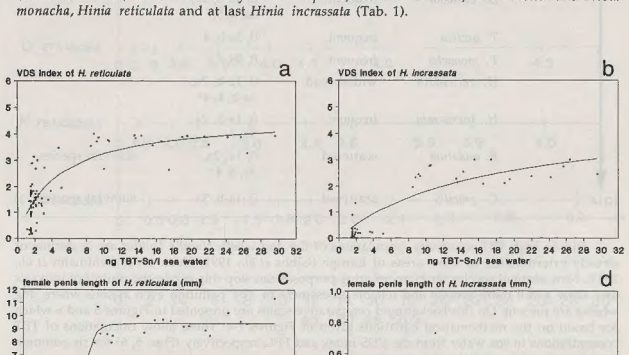


Figure 4. Relationship between TBT concentrations in sea water and VDS indices of *Hinia reticulata* **(a)** and *Hinia incrassata* **(b)** and average penis length of female *Hinia reticulata* **(c)** and *Hinia incrassata* **(d)** with calculated regressions: **(a)**: $y = (4.66 \cdot x)/(4.28 + x)$; $n = 87$; $r = 0.856$; $p < 0.0005$. **(b)**: $y = (4.70 \cdot x)/(16.1 + x)$; $n = 44$; $r = 0.941$; $p < 0.0005$. **(c)**: $y = 9.15 + (1 + e^{-1.16(x-6.58)}) + 0.294$; $n = 87$; $r = 0.971$; $p < 0.0005$. **(d)**: $y = 0.407 + (1 + e^{-33.3(x-8.43)}) + 0.023$; $n = 44$; $r = 0.864$; $p < 0.0005$.

Table 1. *Ocinebrina aciculata, Nucella lapillus, Ocenebra erinacea, Trivia arctica, Trivia monacha, Hinia reticulata, Hinia incrassata, Buccinum undatum, Colus gracilis.* Comparison of TBT sensitivity, abundance and occuring imposex stages. sc: sex change.

TBT sensitivity	species	abundance	stages	remarks
high	*O. aciculata*	rare	4, 5a-c, sc	>80% males in populations
↑	*N. lapillus*	widespread	0, 1a-c, 2a-c, 3a-c, 4, 5a-b, 6a-b, sc	
	O. erinacea	frequent	0, 1a-b, 2a, 3a, 4, 5c	
	T. arctica	frequent	0, 3a-b, 4	
	T. monacha	frequent	0, 3b, 4	
	H. reticulata	widespread	0, 1a-b, 2a, 3a-b, 4, 4+	
	H. incrassata	frequent	0, 1a-b, 2a, 3a, 4	
↓	*B. undatum*	scattered	0, 1a, 2a, 3a, 4, 4+	subtidal species
low	*C. gracilis*	scattered	0, 1a-b, 3a	subtidal species

Due to high TBT sensitivity, populations of the dog whelk *Nucella lapillus* are in decline or already exterminated in some areas of Europe (Gibbs *et al.*, 1991; Huet, 1992; Oehlmann *et al.*, 1993). New sentinel species for biomonitoring purposes can stop this gap in the control of imposex and allow a still more precise and reliable assessment of TBT pollution even at sites where dog whelks are present. On this background comparative scales are presented in Figures 5 and 6 which are based on the mathematical equations given in Figures 2-4. These allow calculations of TBT concentrations in sea water from the VDS index and FPL, respectively (Figs. 5, 6) for six common prosobranch species of different taxonomic groups.

The analysed prosobranchs exhibit species specific levels of equilibration of VDS indices and FPL values at different ambient TBT concentrations. Generally, the VDS index gains a plateau at lower TBT concentrations in sea water than the FPL. Consequently, the VDS index is more suited for the assessment of low and the FPL for higher TBT concentrations. An example for species specific differences is the VDS development of *Trivia arctica* (Fig. 2a) compared with *Hinia incrassata* and *Hinia reticulata* (Fig. 4a, b). At ambient TBT concentrations of only 2 ng as Sn/l sea water maximum VDS values of 4.0 are attained in this mesogastropod species whereas neither buccinid reaches a plateau in VDS development below aqueous TBT concentrations of at least 12 ng TBT as Sn/l.

These results indicate that calculations of ambient TBT concentrations from imposex parameters at a given site should be based on more than one sentinel species and should employ both imposex parameters to guarantee a higher accuracy. Such analyses allow a reliable and exact estimation of the TBT pollution in coastal waters (Harding *et al.*, 1992; Minchin *et al.*, 1994). The advantage of the present study is its data base with six species analysed in detail whereas most of the former investigations could only calibrate a single species as a TBT bioindicator.

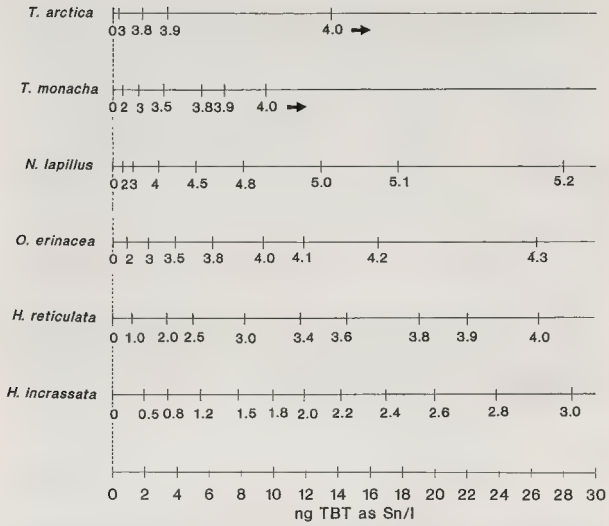


Figure 5 Scale for the calculation of TBT concentrations in sea water on the base of VDS indices in *Trivia arctica*, *Trivia monacha*, *Nucella lapillus*, *Ocenebra erinacea*, *Hinia reticulata* and *Hinia incrassata*.

The results communicated in this paper allow an exact assessment of coastal TBT pollution in areas on a wide geographical scale. Even in regions where established sentinel species, e.g. the dog whelk *Nucella lapillus*, are absent, our prosobranch species introduced for TBT biomonitoring purposes in this study offer the possibility of reliable results without employment of time consumptive and expensive chemical analyses.

Littorina littorea demonstrates no imposex phenomenon but different degrees of intersex development (Bauer *et al.*, 1993). At localities where other meso- and neogastropod species are lacking, the ISI (intersex index, calculated as the average intersex stage of a population) may serve for the determination of TBT pollution in the coastal environment. A study comparing the ISI values with imposex intensities is in progress. This will allow use of imposex and intersex parameters in the same locality.

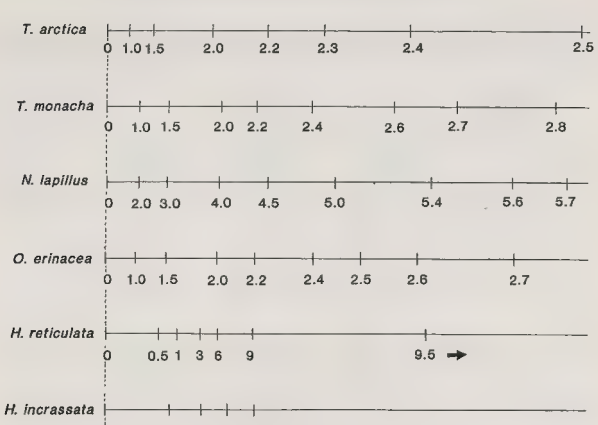


Figure 6 Scale for the calculation of TBT concentrations in sea water on the base of average penis length in female *Trivia arctica*, *Trivia monacha*, *Nucella lapillus*, *Ocenebra erinacea*, *Hinia reticulata* and *Hinia incrassata*.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank Prof. Lasserre for excellent working conditions at the marine biological station of Roscoff and Prof. F.H. Kemper, Prof H.-P. Bertram and Dr. C. Müller for the possibility to carry out the organotin analysis at the Environmental Specimen Bank for Human Tissue, Münster.

REFERENCES

Bailey, S.K. & Davies, I.M., 1988a. Tributyltin contamination in the Firth of Forth (1975-1987). *Sci. Total Environ.* 76: 158-192.

Bailey, S.K. & Davies, I.M., 1988b. Tributyltin contamination around an oil terminal in Sullom Voe (Shetland). *Environmental Pollution* 55: 161-172.

Bailey, S.K. & Davies, I.M., 1989. The effects of tributyltin on dogwhelks (*Nucella lapillus*) from Scottish coastal waters. *Journal of the marine biological association of the United Kingdom* 69: 335-354.

Bauer, B., Brumm-Scholz, M., Deutsch, U., Fioroni, P., Ide, I., Liebe, S., Oehlmann, J, Stroben, E. & Watermann, B., 1993. Basisstudie zur Erfassung pathologischer Effekte von Unterwasseranstrichen bei Schnecken der niedersächsischen Nordseeküste. Final report of a study for the "Aktion Seeklar" e.V. (Hamburg) and the World WideFund for Nature (Frankfurt/M.). Ahrensburg and Münster.

Bright, D.A. & Ellis, D.V., 1990. A comparative survey of imposex in northeast Pacific neogastropods (Prosobranchia) related to tributyltin contamination, and a choice of a suitable bioindicator. *Canadian Journal of Zoology* **68**: 1915-1924.

Bryan, G.W. & Gibbs, P.E., 1991. Impact of low concentrations of tributyltin (TBT) on marine organisms: a review. *In: Metal ecotoxicology: concepts and applications* (M.C. Newman & A.W. McIntosh, eds.), pp. 323-361. Lewis Publisher, Ann Arbor.

Bryan, G.W., Gibbs, P.E., Huggett, R.J., Curtis, L.A., Bailey, D.S. & Dauer, D.M., 1989. Effects of tributyltin pollution on the mud snail, *Ilyanassa obsoleta*, from the York River and Sarah Creek, Chesapeake Bay. *Marine Pollution Bulletin* **20**: 458-462.

Duggan, C.B., Minchin D. & Gallagher, A.F., 1988. T B.T. imposex of the dog-whelk from Co. Donegal to Cork to Louth. *Irish Marine Science Association, 16-17 Dec. 1988*. Marine Station, Portaferry.

Ellis, D.V. & Pattisina, L.A., 1990. Widespread neogastropod imposex: a biological indicator of global TBT contamination? *Marine Pollution Bulletin* **21**: 248-253.

Féral, C., 1974. Étude comparée des populations d'*Ocenebra erinacea* (L.) de Granville et d'Arcachon. *Haliotis* **4**. 123-134.

Féral, C., 1976. Étude statistique de la présence d'un tractus génital mâle externe chez les femelles d'un Mollusque Gastéropode gonochorique: *Ocenebra erinacea* (L.). *Cahiers de Biologie Marine* **17**: 61-76.

Fioroni, P., Oehlmann, J. & Stroben, E., 1991. The pseudohermaphroditism of prosobranchs; morphological aspects. *Zoologischer Anzeiger* **226**: 1-26.

Gibbs, P.E. & Bryan, G.W., 1986. Reproductive failure in populations of the dog-whelk, *Nucella lapillus*, caused by imposex induced by tributyltin from antifouling paints. *Journal of the marine biological association of the United Kingdom* **66**: 767-777.

Gibbs, P.E., Bryan, G.W. & Pascoe, P.L., 1991. TBT-induced imposex in the dogwhelk, *Nucella lapillus*: geographical uniformity of the response and effects. *Mar. Environ. Res.* **32**: 79-87.

Gibbs, P.E., Bryan, G.W., Pascoe, P.L. & Burt, G.R., 1987. The use of the dog-whelk, *Nucella lapillus*, as an indicator of tributyltin (TBT) contamination. *Journal of the marine biological association of the United Kingdom* **67**: 507-523.

Gibbs, P.E., Bryan, G.W., Pascoe, P.L. & Burt, G.R., 1990. Reproductive abnormalities in female *Ocenebra erinacea* (Gastropoda) resulting from tributyltin-induced imposex. *Journal of the marine biological association of the United Kingdom* **70**: 639-656.

Gibbs, P.E., Pascoe, P.L. & Burt, G.R., 1988. Sex change in the female dog-whelk, *Nucella lapillus*, induced by tributyltin from antifouling paints. *Journal of the marine biological association of the United Kingdom* **68**: 715-731.

Harding, M.J.C., Bailey, S.K. & Davies, I.M., 1992 TBT imposex survey of the North Sea. UK Department of the Environment. Contract PECD 7/8/214. Annex 4 Germany. (= Scottish Fisheries Working Paper No. 13/92).

Huet, M., 1992. Surveillance du niveau de TBT sur le littoral français de la Manche, par l'utilisation des gastéropodes comme indicateurs biologiques. Université de Bretagne occidentale, Laboratoire de biologie marine U.R.A. C.N.R.S. 1513. Rapport du contrat IFREMER 91 2 43 043 4 DEL.

Jenner, M.G., 1979. Pseudohermaphroditism in *Ilyanassa obsoleta* (Mollusca: Neogastropoda). *Science* **205**: 1407-1409.

Kohn, A.J. & Almasi, K.N., 1993 Imposex in Australian *Conus*. *Journal of the marine biological association of the United Kingdom* **73**: 241-244.

Minchin, D., Oehlmann, J., Duggan, C.B., Stroben, E. & Keatinge, M., 1994. Marine TBT antifouling contamination in Ireland, following legislation in 1987. *Marine Pollution Bulletin* **in press**.

Oehlmann, J., 1994. Imposex bei Muriciden (Gastropoda, Prosobranchia), eine ökotoxikologische Untersuchung zu TBT-Effekten. Cuvillier Verlag, Göttingen.

Oehlmann, J., Stroben, E. & Fioroni, P., 1991. The morphological expression of imposex in *Nucella lapillus* (Linnaeus) (Gastropoda: Muricidae). *Journal of Molluscan Studies* **57**: 375-390.

Oehlmann, J., Stroben, E. & Fioroni, P., 1992. The rough tingle *Ocenebra erinacea* (Gastropoda: Muricidae): an exhibitor of imposex in comparison to *Nucella lapillus*. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* **46**: 311-328.

Oehlmann, J , Stroben, E. & Fioroni, P , 1993. Fréquence et degré d'expression du pseudohermaphrodisme chez quelques Prosobranches Sténoglosses des côtes françaises (surtout de la Baie de Morlaix et de la Manche). 2. Situation jusqu'au printemps de 1992. *Cahiers de Biologie Marine* **34**: 343-362.

Oehlmann, J., Stroben, E. & Fioroni, P., 1994. Tributyltin (TBT) effects on *Ocinebrina aciculata* (Gastropoda: Muricidae): imposex development, sterilization, sex change and population decline. *Zoologische Jahrbucher, Abteilung fur Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*, **in press**.

Saavedra Alvarez, M.M. & Ellis, D.V., 1990. Widespread neogastropod imposex in the northeast Pacific: implications for TBT contamination surveys. *Marine Pollution Bulletin* **21**: 244-247.

Short, J.W., Rice, S.D., Brodersen, C.C. & Stickle, W B., 1989. Occurrence of tri-*n*-butyltin-caused imposex in the North Pacific marine snail *Nucella lima* in Auke Bay, Alaska. *Marine Biology* **102**: 291-297.

Smith, B.S., 1971. Sexuality in the American mud snail, *Nassarius obsoletus* Say. *Proceedings of the Malacological Society of London* **39**· 377-378.

Smith, P.J. & McVeagh, M., 1991 Widespread organotin pollution in New Zealand coastal waters as indicated by imposex in dogwhelks. *Marine Pollution Bulletin* **22**: 409-413.

Stewart, C., de Mora, S.J , Jones, M.R L & Miller, M C , 1992. Imposex in New Zealand neogastropods *Marine Pollution Bulletin* **24**: 204-209.

Stroben, E., 1994. Imposex und weitere Effekte von chronischer TBT-Intoxikation bei einigen Mesogastropoden und Bucciniden (Gastropoda, Prosobranchia). Cuvillier Verlag, Gottingen.

Stroben, E., Brömmel, C., Oehlmann, J & Fioroni, P., 1992a. The genital systems of *Trivia arctica* and *Trivia monacha* (Prosobranchia, Mesogastropoda) and tributyltin induced imposex. *Zoologische Beitrage* (N.F.)**34**: 349-374.

Stroben, E., Oehlmann, J. & Fioroni, P., 1992b The morphological expression of imposex in *Hinia reticulata* (Gastropoda: Buccinidae): a potential indicator of tributyltin pollution. *Marine Biology* **113** 625-636.

Stroben, E., Oehlmann, J. & Fioroni, P., 1992c *Hinia reticulata* and *Nucella lapillus*. Comparison of two gastropod tributyltin bioindicators. *Marine Biology* **114**: 289-296.

Stroben, E., Oehlmann, J., Schulte-Oehlmann, U & Fioroni, P., 1994. Seasonal variations in the genital ducts of normal and imposex-affected prosobranchs and its influence on biomonitoring indices. *Malacological Review*, **in press**.

Wilson, S.P., Ahsanullah, M. & Thompson, C B , 1993. Imposex in neogastropods: an indicator of tributyltin contamination in eastern Australia. *Marine Pollution Bulletin* **26**: 44-48.

Haliotis **24** : 13-31 (1995) Société Française de Malacologie

A propos des problèmes de captage de naissain de moules (*Mytilus edulis* L.) dans le Pertuis Breton de 1989 à 1991 : Observations préliminaires

Marie José DARDIGNAC-CORBEIL[1] *et Jean PROU*[2]

ABSTRACT

Problems with spat recruitment of mussels (*Mytilus edulis* L.) in the Pertuis Breton, French Atlantic coast from 1989 to 1991: Preliminary observations

A retrospective study has been carried out on the possible relationships between the spat recruitment of mussels from the Pertuis Breton (France) and some environmental factors at different periods of the year.

A significant negative correlation between recruitment and temperature has been found at two periods of the reproductive cycle ; the first one coinciding with gametogenesis and the second one taking place just before spawning. But, no relation was noticed with temperature or salinity during the plantonic stage. These results are discussed.

An interesting relationship was found between recruitment and "E.T.P.", an index expressing the drying power of air, taking into account temperature, wind, sunshine and moistness. Dessication appears to be important when the larvae collectors are submitted to long periods of emersion, during spring tides. Nevertheless, specific studies might be undertaken in order to precise the resistance of mussel spats to drying, according to their age and the importance of this process (intensity and duration).

RESUME

Une analyse rétrospective des relations entre le captage de moules dans le Pertuis Breton (France) et certains facteurs environnementaux a permis d'identifier deux périodes pendant lesquelles il existe une corrélation négative significative entre la température et le recrutement. Ces périodes coïncident, la première avec la gamétogénèse, la seconde avec le moment précédant la ponte. En revanche, il n'a pas été constaté de relation entre le captage et soit la température soit la salinité qui ont régné au moment de la phase larvaire. Les résultats de cette étude sont discutés.

L'intérêt de ce travail réside surtout dans la mise en évidence de l'action exercée par un paramètre qui représente le pouvoir dessséchant de l'air : l'évapotranspiration potentielle ou E.T.P. Ce facteur joue un rôle apparemment très important lorsque le captage de naissains de moules est effectué sur des supports qui subissent des temps d'exondaison relativement longs, ce qui est le cas pour les bouchots du Pertuis Breton. Des études appropriées devraient cependant être entreprises pour déterminer les capacités de résistance à la dessication des naissains de moules en fonction de l'âge des animaux d'une part, de l'intensité et de la durée du phénomène d'autre part.

[1] IFREMER - Place du Séminaire - F-17137 L'Houmeau
[2] CREMA - B.P. 5 - F-17137 L'Houmeau

INTRODUCTION

Situé sur la côte atlantique, au nord de La Rochelle, le Pertuis Breton joue en mytiliculture un rôle important au niveau national. Sa production le met au deuxième rang des bassins d'élevage français ; de plus il fournit la plus grande partie des jeunes moules qui sont élevées en Bretagne et en Normandie car ces secteurs ne produisent pas de naissain.

Bien que certaines années aient connu des captages déficients, ces accidents, jusqu'à une date récente, n'avaient cependant pas perturbé gravement la production mytilicole. Il en a été différemment lorsque pendant trois années consécutives (1989, 1990 et 1991), les quantités de naissains captés ont été très faibles. Ceci a eu pour conséquence tout d'abord l'impossibilité d'approvisionner normalement les centres bretons et normands, ensuite la mise en difficulté des entreprises charentaises car le manque de captage a entrainé une diminution des quantités de moules disponibles pour l'élevage.

Nous avons essayé de rechercher la ou les causes de cette diminution du captage, mais comme les fluctuations de ce dernier n'avaient pas eu jusque là de répercussion gênante sur la mytiliculture, aucun programme spécifique n'avait jamais été entrepris concernant ce problème. Toutefois, à l'occasion de travaux sur la croissance des moules dans le Pertuis Breton, nous avons été conduits, depuis 1979 mais avec quelques lacunes, à évaluer l'importance du captage. Nous avons donc pensé qu'il pouvait être intéressant de comparer rétrospectivement ces résultats à ceux d'autres observations effectuées au cours de la même période dans le cadre de divers programmes. Nous avons sélectionné parmi les facteurs environnementaux ceux qui sont généralement considérés comme étant susceptibles d'avoir une influence sur la reproduction des moules, à savoir la température et la salinité. Il nous a également paru intéressant de rapprocher les valeurs du captage des estimations de la biomasse en élevage dont nous disposons depuis 1988. Enfin, nous avons tenté d'explorer une éventuelle relation entre le captage et certains facteurs climatiques pouvant intervenir au moment de la fixation.

Dans cette étude nous emploierons indifféremment les termes de captage et de recrutement. Nous considérons en effet que ce dernier correspond au moment où la larve se métamorphose et se sédentarise (Bachelet, 1993) ; il est donc assez proche de la notion de "recrutement au stock" en halieutique mais diffère de celle de "recrutement à la pêcherie".

DONNEES DISPONIBLES ET METHODOLOGIE

Les données dont nous disposons sont les suivantes :

- importance du captage depuis 1979 ;
- importance des biomasses de moules en élevage depuis 1988 jusqu'en 1993 ;
- périodes de ponte (depuis 1989), évolution des larves (1992), et périodes de fixations (1992, 1993 et 1994) ;
- évolution de trois facteurs environnementaux : température, salinité, évapotranspiration potentielle. Les données climatiques sont disponibles depuis 1979 et les données hydrologiques depuis 1989.

Importance du captage

Dans le Pertuis Breton le captage de moules est réalisé sur des cordes de coco qui sont spécialement disposées à cet effet. Les fixations ont généralement lieu en mai et les estimations dont nous disposons ont été effectuées dans la première quinzaine de juillet. A cette fin des échantillons de corde d'environ un mètre ont été prélevés au hasard dans les différentes zones de captage et les naissains fixés ont été comptés sur des sous-échantillons de longueur connue. Les résultats sont rapportés au mètre de corde et rassemblés dans le tableau 1. Ils ont été arrondis à la centaine la plus proche. L'importance des écarts-type montre l'extrême variabilité des quantités de jeunes moules fixées selon l'emplacement du collecteur.

A partir de 1989, les prélèvements de cordes ont été considérés séparément selon les secteurs (Fig. 1) et l'importance du captage dans le Pertuis exprimée par la moyenne des observations faites dans chacun d'eux. On peut ainsi constater que le recrutement a été encore bon cette année-là à Marsilly mais nettement déficitaire dans les autres zones du Pertuis. En 1990 et 1991, le captage a été mauvais partout ; il est redevenu normal au cours des trois années suivantes et même particulièrement abondant à Marsilly en 1992 et 1993.

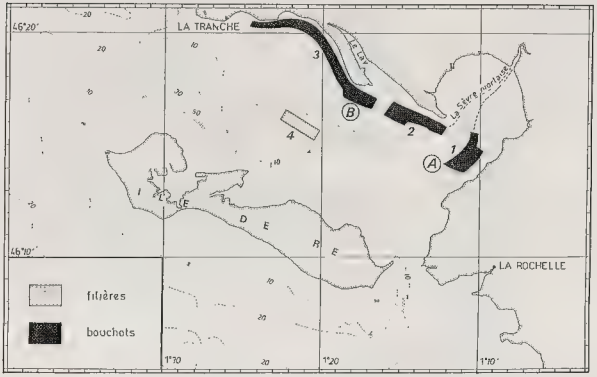


Figure 1. Le Pertuis Breton. Secteurs de Marsilly (1), L'Aiguillon (2) et La Tranche (3).

Estimation de la biomasse de moules en élevage

a) Méthode utilisée

L'estimation des stocks de moules sur bouchots n'ayant jamais été faite, une méthode a été mise au point en 1987 et 1988 (Mazurié et Dardignac-Corbeil, 1988 ; Dardignac-Corbeil et Mazurié, 1989).

Le procédé le plus évident consisterait à évaluer d'une part le nombre de pieux garnis de moules et d'autre part le poids moyen de moules par pieu, ce dernier paramètre pouvant être décomposé en volume moyen de moules par pieu que multiplie le poids par unité de volume. Le calcul du poids n'a cependant pas été retenu. En effet, le volume peut être considéré comme un indicateur de stock suffisant et ce choix permet d'éviter les nombreux prélèvements que nécessiterait une appréciation de la densité des moules.

Les trois composantes qui permettent d'estimer le volume de moules d'un bouchot sont : le nombre de pieux garnis, la hauteur moyenne de moules sur un pieu, la surface moyenne de la section de moules d'un pieu. Ce dernier paramètre est obtenu en soustrayant de la section totale (moule + pieu) une section moyenne de pieux sans moule estimée sur des pieux différents.

Tableau 1 - Le recrutement des moules dans le Pertuis Breton

ANNEE	SECTEUR	NOMBRE DE MOULES AU MÈTRE			
		Nombres extrêmes	Moyenne	Ecart-type	Taille échantillon
1979		7100 à 9700	7800	900	7
1980		5100 à 8500	7000	1100	7
1981		5500 à 12000	8600	2000	15
1982		50 à 2900	700	1000	8
1985		5900 à 8000	7100	600	16
1987		6600 à 13800	9800	1700	24
1989	Marsilly	2300 à 12700	6000	4200	5
	L'Aiguillon	700 à 2100	1100	500	6
	La Tranche	300 à 3500	1200	1000	12
	Moyenne pour tout le Pertuis		2800		
1990	Marsilly	500 à 5200	2200	1600	9
	L'Aiguillon	30 à 1000	400	400	4
	La Tranche	70 à 3200	1300	1000	13
	Moyenne pour tout le Pertuis		1300		
1991	Marsilly	1000 à 2400	1700	600	4
	L' Aiguillon		2400		1
	La Tranche		3500		1
	Moyenne pour tout le Pertuis		2500		
1992	Marsilly	2500 à 24800	13900	11100	3
	L'Aiguillon		7400		1
	La Tranche	1500 à 10500	7000	3800	6
	Moyenne pour tout le Pertuis		9400		
1993	Marsilly	9100 à 15400	12700	2600	4
	L'Aiguillon	2500 à 4700	3600	1600	2
	La Tranche	2300 à 5900	3700	1300	5
	Moyenne pour tout le Pertuis		6700		
1994	Marsilly	7600 à 9500	8800	900	4
	L'Aiguillon	3600 à 7600	5600	2800	2
	La Tranche	2400 à 6100	3700	1600	4
	Moyenne pour tout le Pertuis		6000		

Il a été montré que la meilleure stratégie d'évaluation de ces trois composantes était un tirage à trois niveaux (nombre de pieux, hauteurs garnies, sections) dont l'optimisation a conduit à ne retenir qu'une hauteur de pieu par bouchot et une seule section sur ce pieu mais à échantillonner le plus grand nombre de bouchots possible (Mazurié et Dardignac-Corbeil, 1990).

La formule d'estimation du volume de moules s'écrit :

$$V = N \overline{V_B}$$

$$V = N \overline{M h S_m} \text{ avec } S_m = S_t - \overline{S_p}$$

$$Var(V) = N^2 Var(\overline{V_B})$$

$$Var(V) = N^2 \frac{1}{n}(1 - \frac{n}{N}) Var(V_B)$$

$$\text{Précision } 95 \cong 200 * \frac{\sqrt{Var(V)}}{V}$$

V : volume total de moules
N : nombre de bouchots exploités
V_B : volume de moules du bouchot échantillonné
M : nombre de pieux garnis du bouchot échantillonné
h : hauteur de moules sur un pieu échantillonné
S_t : surface de la section totale (moules + pieu) échantillonnée de ce même pieu
$\overline{S_p}$: surface moyenne de la section d'un pieu nu
S_m : surface de la section de moules échantillonnée du pieu
n : taille de l'échantillon

Tableau 2. Volumes des moules dans l'ensemble du Pertuis Breton

	PERTUIS BRETON					
	1988	**1989**	**1990**	**1991**	**1992**	**1993**
Nombre de bouchots						
. Bouchots vides et de captage	918	967	1 022	1 624	1 517	1 062
. Bouchots exploités	4 060	4 011	3 956	3 354	3 496	3 748
. Taille échantillons	317	477	514	464	481	511
Volume						
. Vt (m³)	**22 971**	**24 997**	**16 765**	**10 486**	**11 727**	**11 723**
. Var (vt)	317 147	356 227	174 024	110 490	145 128	116 667
. P95%	4,90	4,78	4,98	6,34	6,50	5,83

Le nombre de bouchots exploités est obtenu en soustrayant de l'ensemble des bouchots existants, dénombrés sur photos aériennes, tous les bouchots vides ainsi que ceux utilisés pour le captage et qui, eux, sont comptés sur le terrain.

Ces estimations sont faites au printemps.

b) Résultats

Ils sont rassemblés dans le tableau 2. On peut constater que le volume de moules en élevage dans le Pertuis a atteint un maximum en 1989, puis diminué fortement en 1990 et est arrivé à un minimum en 1991. Il n'a augmenté que faiblement en 1992 et guère évolué en 1993 (Dardignac-Corbeil, 1994).

Tableau 3 - Pertuis Breton : Indices de condition des moules

DATE	INDICE	DATE	INDICE	DATE	INDICE
1989		**1991**		**1993**	
23/02	92.8	28/03	56.9	14/01	111.9
9/03	91.2	16/04	60.0	21/01	111.8
23/03	50.1	29/04	73.7	28/01	93.6
7/04	85.3	15/05	56.7	11/02	105.2
20/04	60.8	8/07	72.4	22/02	91.1
18/05	95.1	11/07	80.8	4/03	105.6
23/06	161.5	8/08	118.5	19/03	70.6
4/07	247.0	27/09	199.0	29/03	85.5
1/08	145.6	22/10	137.7	8/04	106.3
4/09	131.0	22/11	76.4	19/04	131.8
26/10	121.1	10/12	109.5	27/04	135.2
29/11	129.9	**1992**		6/05	147.1
15/12	96.0	4/02	93.9	10/05	149.2
1990		24/02	78.7	18/05	183.5
16/01	113.5	4/03	78.8	26/05	221.6
9/02	94.3	19/03	103.2	3/06	197.5
12/03	79.7	2/04	134.6	8/06	196.9
27/03	49.4	6/04	92.9	17/06	201.2
12/04	67.1	21/04	115.7	25/06	199.7
24/04	66.3	29/04	94.3		
9/05	101.2	6/05	94.2		
28/05	144.9	19/05	107.5		
12/07	98.1	2/06	110.4		

Ponte des moules, suivi des larves et fixations

Le cycle biologique d'un mollusque est généralement étudié à l'aide d'un indice de condition (Baird, 1958 ; Gee *et al.*, 1977 ; Dix *et al.*, 1984) dont les fluctuations permettent notamment de déterminer le moment où l'animal émet ses produits génitaux. A la suite d'une étude comparative de différents indices de condition chez l'huitre creuse, celui de Lawrence et Scott (1982) est apparu comme le plus sensible (Bodoy *et al.*, 1986). Nous disposons depuis 1989 des valeurs de cet indice données par la formule:

$$I = [\text{Poids sec (g)} / (\text{Poids total} - \text{Poids coquille})(g)].10^3$$

Les résultats sont reportés dans le tableau 3. Si l'on considère que les émissions de gamètes peuvent être repérées par des diminutions de l'indice, on déduit des valeurs observées qu'il peut y avoir plusieurs pontes au printemps. La valeur minimale de l'indice est cependant toujours atteinte dans la deuxième quinzaine de mars, excepté en 1992 où le minimum est observé dès la fin de février.

Un suivi des larves a été effectué en 1992. Les pêches de plancton ont été réalisées à mi-flot à l'aide de deux filets, l'un en surface et l'autre à un mètre de profondeur (vides de maille respectif : 60 et 120 micromètres). Les larves sont classées en Petites, Evoluées et Grosses et leur nombre rapporté à un volume filtré de 15 m^3. Les pêches ont eu lieu aux points A et B (Fig. 1).

Les résultats, rassemblés dans le tableau 4, montrent qu'en 1992 les larves ne sont apparues qu'au début du mois d'avril. Dès la fin avril de nombreuses larves "Grosses", prêtes à se fixer, étaient présentes ; leur effectif est resté important pendant toute la deuxième quinzaine de mai en A ; il est même devenu très grand début juin.

Tableau 4. Suivi des larves de moules en 1992.

DATE	POINT A			POINT B		
	P	M	G	P	M	G
16/03	0	0	0	0	0	0
31/03	0	0	0	0	0	0
10/04	6300	2100	0	300	900	0
21/04	18600	0	1800	35700	300	0
29/04	40800	10800	0	10800	0	5400
5/05	76800	5100	900	27300	1200	300
12/05	58500	3000	3600	29400	0	0
20/05	57900	15300	3000	36300	7500	900
26/05	7800	29400	4800	35400	12000	1800
9/06	8100	20400	10500	30000	13500	5400

Dans le tableau 5 sont reportés les résultats des comptages de naissains effectués à différentes périodes en 1992 et 1993. En 1994 un seul sondage a été réalisé, le 13 juin, avant les estimations de juillet. Il est toutefois impossible de déterminer avec précision le moment exact de la fixation. Selon Boromthanarat (1986), des animaux ayant une taille de 0.25 à 1 mm peuvent avoir 15 jours mais ils n'atteindraient 1.5 mm qu'à l'âge de un mois. Bayne (1964), résumant ses propres observations et celles d'autres auteurs, a montré les très grands écarts de croissance chez les naissains juste captés

selon les conditions du milieu et la taille de la larve, elle aussi très variable, au moment de sa métamorphose. Cependant, l'évolution du nombre de naissains entre le 19 mai et le 2 juin 1992 et la taille des animaux les 18 et 26 mai 1993 (inférieure à 1 mm) et le 13 juin 1994 (83 % ont plus de 2 mm et 38 % plus de 4 mm) permettent de supposer, sans grand risque d'erreur, qu'au cours de ces trois années, la plupart des larves de moules se sont fixées pendant les mois d'avril et mai. Ceci concorde avec le fait que dans le Pertuis Breton les naissains deviennent généralement visibles sur les cordes au mois de mai et résultent vraisemblablement de fixations qui ont eu lieu de quinze jours à un mois plus tôt.

En résumé, nous pouvons admettre que dans le Pertuis Breton la phase larvaire est susceptible de s'étendre de mars à juin mais que les fixations ont lieu principalement en avril ou en mai.

Tableau 5. Estimation du nombre de naissains au mètre de corde en fonction de la date en 1992, 1993 et 1994

DATE	POINT A	POINT B
1992 - 19/05	400	1 100
2/06	11 000	4 500
15/06	7 000	
1/07	13 900	10 500
1993 - 18/05	23 400	
26/05	94 700	18 600
7/06	38 900	7 700
17/06	22 400	9 900
24/06	36 200	6 500
21/07	12 500	4 000
1994 - 13/06	7 500	
11/07	9 100	

FACTEURS DU MILIEU

Température

a) Période 1989-1994

Nous disposons pour cette période de deux types de données :

- les relevés hydrologiques effectués sur le terrain à raison de un à cinq par mois ;
- les enregistrements réalisés par une sonde CSTD SUBER SLS 57. Depuis 1989 cet appareil est fixé sur un pieu de bouchot depuis le début mars jusqu'à la mi-mai. Des relevés sont effectués toutes les dix minutes ; une moyenne journalière est ensuite calculée.

La figure 2 montre les températures hebdomadaires observées à l'aide des prélèvements discrets et celles calculées à partir des enregistrements de la sonde (moyenne de 1008 données). Elles nous semblent suffisamment concordantes pour que nous puissions considérer que nos données obtenues par prélèvements ponctuels sont représentatives.

b) Période antérieure à 1989

Nous ne disposons pour cette période que des données météorologiques fournies par la Station du Bout Blanc à La Rochelle (Météo-France, Centre de La Rochelle, 1979 à 1994).

La figure 3 permet de comparer les températures de l'eau relevées depuis 1989 dans le Pertuis avec celles de l'air (moyennes mensuelles). La très bonne concordance observée nous permet d'utiliser la température de l'air. Berthomé *et al.* (1978, 1979), Drapeau et Duguy (1985), Héral *et al.* (1986) ont aussi observé dans les Pertuis charentais des températures de l'air et de l'eau voisines, sauf toutefois en période hivernale où les températures de l'eau restent supérieures à celles de l'air, ce qui est dû au pouvoir tampon de l'eau de mer.

Les températures moyennes observées pendant la période 1978-1993 sont représentées sur la figure 4. La moyenne des températures maximales reste inférieure à 25°C et celle des températures minimales ne descend pas au dessous de 3°C.

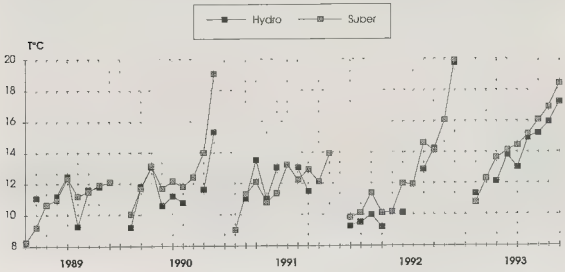


Figure 2 Comparaison des températures hebdomadaires obtenues par prélèvements discrets (Hydro) et avec la sonde SUBER (moyenne de prélèvements effectués toutes les dix minutes).

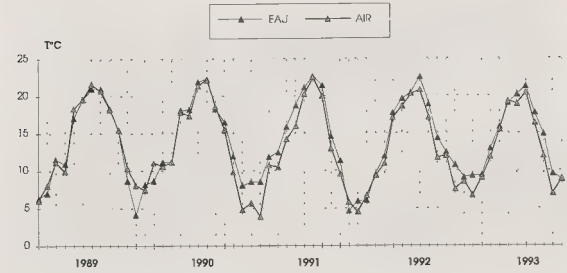


Figure 3. Comparaison des températures de l'air et de l'eau de 1989 à 1993 (moyennes mensuelles).

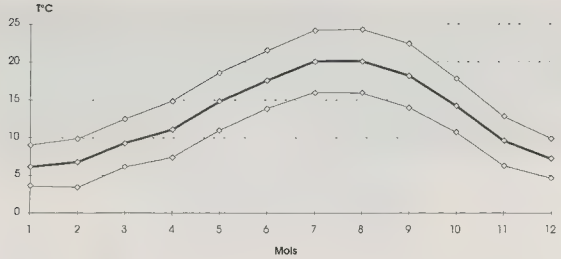


Figure 4 Températures moyennes mensuelles de l'air à La Rochelle de 1978 à 1993 (minima,maxima et moyennes).

Salinité

Les salinités sont celles relevées depuis 1989 au point A (Fig. 1) à l'aide d'un conductimètre portatif WTW IP 65. Les prélèvements ont été effectués à mi-flot, quel que soit le coefficient de la marée et, dans la mesure du possible, à un rythme hebdomadaire.

L'évolution de la salinité depuis 1989 (moyennes mensuelles) est représentée figure 5. Les années 1989 et 1990 se distinguent par des salinités particulièrement élevées en été (supérieures à 35 p.mille), alors que les années suivantes cette valeur est à peine dépassée. C'est au cours de l'automne 1992 et de l'hiver 1994 que les plus fortes dessalures sont observées.

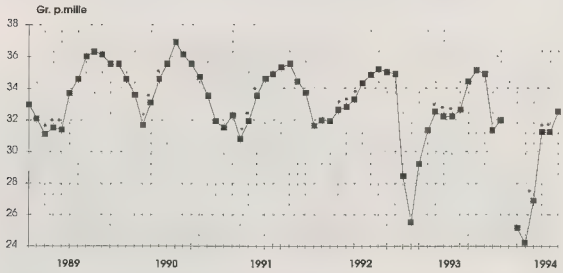


Figure 5. Evolution de la salinité de1989 à 1993 dans le Pertuis Breton (moyennes mensuelles). Les mois de mars,avril et mai sont marqués d'une étoile.

Autres paramètres

Les cordes utilisées pour le captage des moules sont disposées sur des pieux qui constituent les bouchots de captage. Ces derniers sont, pour la plupart, installés sur la partie haute de l'estran, ce qui fait que les cordes sont exondées à presque toutes les basses mers, le temps d'émersion étant d'autant plus grand que le coefficient de marée est important.

On sait (Widdows, 1991) que le stade qui suit immédiatement la fixation de la larve de moule est accompagné d'une mortalité instantanée très élevée. Tan (1975) a aussi montré la sensibilité à l'émersion des moules nouvellement fixées. On peut donc penser que l'exondaison entraîne, lorsque certaines conditions sont réunies, l'action d'un ou plusieurs facteurs défavorables. Dans le Pertuis Breton, les mytiliculteurs ont souvent suggéré que le mauvais captage observé certaines années était dû au fait que le naissain était "brûlé par les vents d'est". Enfin, depuis 1988, des longues lignes ou filières sont présentes dans le Pertuis. Si nous n'avons pas eu jusqu'ici la possibilité de compter les naissains de moules fixés sur les cordes installées sous les filières, nous savons par les professionnels que le captage a été bon en 1989, 1990 et 1991 alors qu'il était mauvais ces mêmes années dans les bouchots.

Ces présomptions nous ont conduit à rechercher un indice susceptible de caractériser ces conditions défavorables. Après quelques essais peu concluants avec l'ensoleillement nous avons adopté l'évapotranspiration potentielle (E.T.P.). Ce paramètre, calculé par la Station météotrologique de La Rochelle, est utilisé pour estimer le besoin en eau des cultures et représente le pouvoir desséchant de l'air. Il prend en compte la température, l'insolation, l'action des vents et l'humidité de l'air. Estimé par la formule de Penman-Montith, il est exprimé en millimètres (Meteo-France, INRA, 1990). Nous avons recherché si ce paramètre avait une relation avec le captage.

La figure 6 représente l' E.T.P. moyenne journalière en avril et mai, période des fixations, depuis 1979. Elle est inférieure à 3 mm jusqu'à la la mi-mai puis évolue entre 3 et 4 mm jusque fin mai.

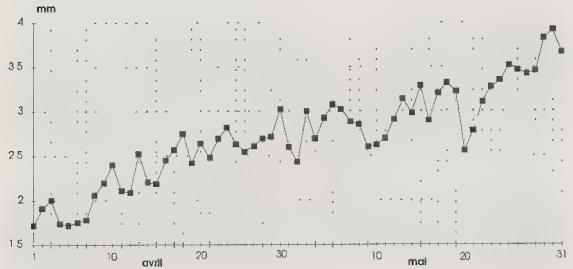


Figure 6. ETP journalière moyenne en avril et mai pendant la période 1979-1994.

ANALYSE DES RELATIONS ENTRE LE CAPTAGE ET LES VARIABLES ETUDIEES

Relation avec la biomasse

Nous nous sommes demandés si la diminution du captage pouvait résulter d'une baisse de la biomasse.

Les moules présentes à la fin de l'hiver, au moment où nous estimons leur volume, sont des animaux d'au moins dix mois qui participent tous à la reproduction (Lubet, 1959). La figure 7 ne permet pas de constater une relation entre l'importance de la biomasse et celle du captage. Ceci concorde avec les observations faites par Bahr (1949, cité par Savage, 1956), Hancock (1973), Beukema (1982), Maarten (1993), Dare et Walker (1993) qui ne trouvent pas non plus de relation entre le stock de moules adultes et le captage.

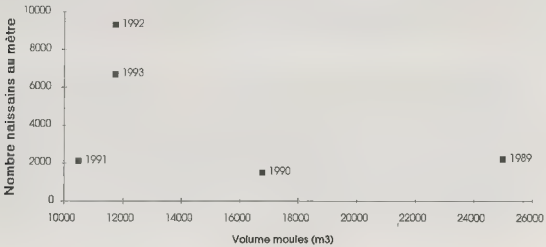


Figure 7. Relation entre la biomasse de moules (représentée par son volume) et le captage.

Relation avec la température

Nous avons recherché si, pour l'ensemble des années étudiées, le recrutement était lié aux températures subies antérieurement par les géniteurs au cours d'une période donnée et à celles qui ont régné pendant la phase larvaire. Nous nous sommes limités à la période allant de septembre à juin car Boromthanarat (1986) a estimé que dans le Bassin de Marennes Oléron, proche du Pertuis Breton, la gamétogénèse débutait en septembre et les fixations les plus importantes se terminaient en juin.

La méthode utilisée a consisté à tenter de maximiser le coefficient de corrélation entre le captage et les températures cumulées pendant un certain laps de temps en faisant varier à la fois la durée de la période (unité de durée : une semaine) et la date de début de la dite période. La figure 8 montre, à titre d'exemple, les variations du coefficient de corrélation pour une durée de cumul arbitrairement fixée à quatre semaines. A chaque point correspond donc en ordonnée un coefficient de corrélation et en abscisse une période de quatre semaines commençant à la date indiquée. Le graphique présente un certain nombre de "pics" : 6-13 octobre, 22-29 décembre, 16 février et 18 mai. Compte tenu de la méthode de cumul, on peut en déduire que les périodes où "il se passe quelque chose" sont respectivement : 20 octobre - 10 novembre ; 29 décembre - 26 janvier ; 16 février - 16 mars et 11 mai - 8 juin. Toutefois, ce ne sont pas ces cumuls qui ont permis de maximiser le coefficient "r" mais:

- a) la période allant du 13 octobre au 26 janvier qui englobe les deux premiers pics mentionnés ci-dessus. Elle coïncide avec la gamétogénèse ;
- b) la période du 16 février au 2 mars, voisine de la troisième précédemment citée et précédant de peu le moment de la ponte.

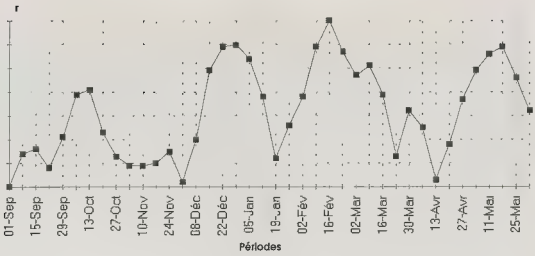


Figure 8. Evolution du coefficient de corrélation entre le captage et les températures cumulées par périodes de quatre semaines.

Les relations sont représentées par les équations :

$y = -207{,}9x + 31898$ avec $r = 0{,}74$ (figure 9A)
$y = -434{,}4x + 11697$ avec $r = 0{,}70$ (figure 9B)

Les coefficients de corrélation observés traduisent des relations relativement étroites entre les variables étudiées. Néanmoins la part de la variance de y expliquée par la régression de y en x n'est, respectivement, que de 0.55 et 0.49.

Nous n'analyserons pas ici la période du 11 mai au 8 juin car les fixations sont déjà en cours à ce moment. Ces résultats sont toutefois à rapprocher de ce que nous écrivons plus loin au sujet de l'évapotranspiration potentielle.

Enfin, il est intéressant de remarquer que le traitement de nos données n'a pas mis en évidence de relation entre le recrutement et la température entre la mi-mars et la fin-mai, période qui coïncide en général avec la phase larvaire des moules dans le Pertuis Breton

Relation avec la salinité

Nous avons recherché si la salinité avait une influence sur le captage en agissant sur le développement des larves. Nous avons considéré la salinité moyenne des trois mois concernés, c'est à dire mars, avril et mai Nous n'avons pas constaté de relation entre ce paramètre et le captage.

Relation avec l'évapotranspiration potentielle

Nous avons vu que l'E.T.P. moyenne au cours des mois d'avril et de mai ne dépassait 3 mm qu'à la mi-mai et n'atteignait 4 mm qu'à la fin de ce mois. Certaines années cependant se distinguent par des E.T.P. nettement supérieures à cette moyenne, jusqu'à plus de 6 mm. Nous avons calculé les corrélations entre le captage et le nombre de jours, pendant la période avril-mai, où l'E.T.P. a été supérieure à 3mm, 4 mm et 5 mm.

Une corrélation négative significative a été trouvée avec le nombre de jours où l'E.T.P. a été supérieure à 4 mm. La relation est représentée par l'équation :

$y = -435x + 9940$ avec $r = 0{,}82$ (figure 10)

La part de variance de y expliquée par la régression de y en x est 0.68.

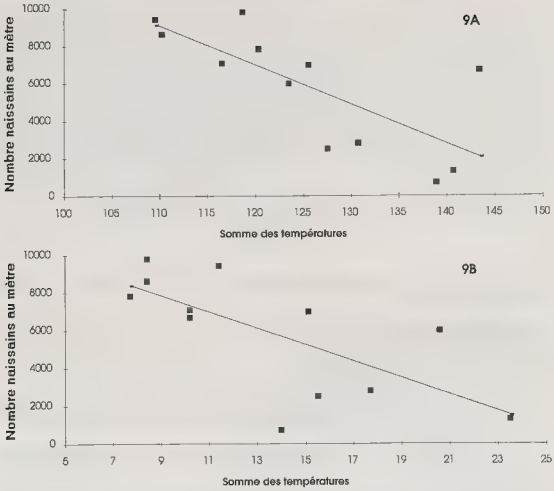


Figure 9. Relation entre le captage et la somme des températures au cours des périodes 13 octobre - 26 janvier (9A) et 16 février - 2 mars (9B).

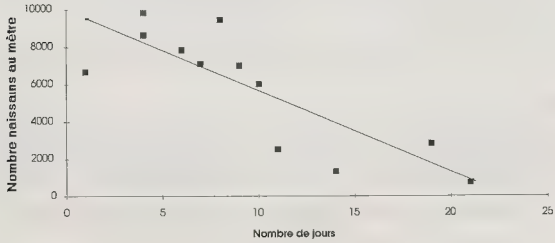


Figure 10. Relation entre le captage et le nombre de jours en avril et mai où l'ETP a été supérieure à 4 mm.

DISCUSSION

La Température

La température est généralement considérée comme l'un des plus importants facteurs, sinon le plus important, ayant une influence sur le recrutement des mollusques. Certains auteurs ont simplement cherché s'il y avait une relation entre la température et le recrutement sans entrer dans les détails ; d'autres ont étudié l'action de la température sur différentes étapes de la reproduction : gamétogénèse, abondance et viabilité des gamètes, développement des larves.

En ce qui concerne la gamétogénèse, de nombreuses études ont mis en évidence une influence de la température, qu'il s'agisse du déclenchement du phénomène ou de sa durée (Bayne, 1976). Pour Lubet et Alour (1987), la gamétogénèse ne peut se dérouler normalement que si la température est située entre 4 et 17°C. Par contre, à l'intérieur de cette plage thermique, la température n'agirait ni sur son déclenchement ni sur sa durée. Les auteurs suggèrent la présence d'une "horloge interne" qui réglerait les différentes étapes de la reproduction. Pour ce qui nous concerne, pendant la période considérée (1978 - 1994) et entre les mois d'octobre et janvier, nous n'avons observé qu'exceptionnellement (cinq jours du 13 au 17 octobre en 1988 et 1990) des températures de l'air supérieures à 17°C. En revanche, des températures inférieures à 4°C ont sévi à plusieurs reprises, parfois dès novembre, plus couramment en décembre ou janvier. Elles n'ont persisté que quelques jours, rarement une semaine. En 1985 elles se sont exceptionellement maintenues pendant trois semaines, du 1er au 19 janvier. Il faut néanmoins remarquer, comme nous l'avons signalé précédemment, que les températures de l'eau peuvent être nettement supérieures à celles de l'air en hiver. Des relevés bi-mensuels réalisés en 1985 par le Musée océanographique de La Rochelle permettent en effet de constater que la température de l'eau s'est maintenue entre 4 et 6,5 °C, selon les endroits, les 12 et 19 janvier. On peut donc considérer que depuis 1978, dans le Pertuis Breton, la température a vraisemblablement toujours été située dans la gamme réputée permettre un déroulement normal de la gamétogénèse.

Cependant, nous avons mis en évidence une corrélation négative entre le captage et la température qui a régné pendant cette période. En fait, de nombreux auteurs s'accordent à penser que la température ne peut être considérée comme la seule variable explicative ayant une action sur la gamétogénèse. La nourriture semblerait avoir une très grande influence, qu'il s'agisse de réserves accumulées antérieurement ou de nourriture ingérée recemment (Bouxin, 1954; Bayne, 1976 ; Thompson, 1979 ; Newell *et al.*, 1982). Bayne *et al.* (1975, 1978) ont montré que des moules mises pendant la gamétogénèse dans des conditions thermiques et trophiques défavorables produisaient moins d'ovocytes et que chacun de ces ovocytes présentait un contenu énergétique fortement diminué ce qui réduisait le nombre d'oeufs atteignant le premier stade larvaire capable de s'alimenter. Ces auteurs montrent que la qualité des ovocytes émis dépend d'un équilibre entre le maintien du métabolisme de base, la croissance et la reproduction. Le captage sera donc vraisemblablement d'autant meilleur que la part d'énergie consacrée à la reproduction, depuis l'élaboration des gamètes jusqu'à la ponte, aura été importante, ce qui veut dire qu'au cours de cette période les besoins somatiques doivent être réduits ou, au moins, aisément satisfaits sans que soit diminuée l'énergie nécessaire à la reproduction. Ceci implique une température relativement basse ou une nourriture disponible suffisante. Nous avons pu vérifier qu'un hiver frais favorisait en effet un bon captage ; faute de données suffisantes, nous n'avons pu étudier l'impact des conditions trophiques mais nous savons néanmoins que le milieu est toujours pauvre entre novembre et février, d'où l'importance d'une température basse à cette époque.

Pour ce qui est de la corrélation que nous avons trouvée entre le recrutement et la température pendant la période précédant la ponte, on remarque qu'une telle relation a été mise en évidence chez la coquille Saint Jacques (Bachelet, 1993) et chez la coque (Guillou *et al.*, 1992; Bachelet, 1993). Toutefois, chez la coquille Saint Jacques, il s'agit plutôt du délai s'écoulant entre le moment où les gamètes sont mûrs et la date de la première ponte qui, elle, dépend de la température. Si ce délai est long il y a lyse des ovocytes et le recrutement est faible. Ce mécanisme pourrait aussi exister chez la moule. En effet, bien que l'existence d'une température critique au dessous de laquelle, l'animal étant mûr, la ponte ne peut avoir lieu, ait été suggérée (Chipperfield, 1953 ; Bouxin, 1954), il semble

qu'à l'intérieur de la plage thermique dans laquelle se déroule la gamétogénèse, c'est à dire 4-17°C, il n'y ait pas de température minimale spécifique de ponte (Lubet et Alour, 1987). Une fois la moule arrivée au stade "prêt à pondre", le frai serait déclenché par des stimuli externes, qu'il s'agisse de variations brusques de température ou de salinité, de chocs, de substances chimiques... etc. Cependant, la période comprise entre le 16 février et le 9 mars, pour laquelle la corrélation est maximale, correspond, dans le Pertuis Breton, à un moment où la nourriture est encore peu abondante alors que la température augmente. Il n'est donc pas impensable qu'il puisse en résulter un accroissement du métabolisme que la moule ne pourrait satisfaire qu'en puisant dans ses réserves. Celles-ci étant à cette époque très réduites, il y aurait alors résorption de gamètes mûrs comme l'ont constaté Bayne *et al.* (1978) Une augmentation de la température juste avant la ponte pourrait donc avoir un effet néfaste sur le recrutement.

Le fait que nous n'ayons pas mis en évidence une relation entre le captage et la température pendant la phase larvaire ne veut pas dire que ce facteur n'a pas d'influence ce qui serait en contradiction avec ce qu'ont constaté de nombreux auteurs. En effet Hrs-Brenko et Calabrese (1969), Bayne (1965), Widdows (1991) ont montré que les larves de moules peuvent survivre à des températures inférieures à 5°C, mais qu'au dessous de 10°C la croissance est très lente, voire nulle. Selon Hrs-Brenko et Calabrese la croissance des larves serait rapide entre 10 et 25°C avec un optimum entre 15 et 20°C. Bayne observe qu'entre 10 et 16°C la vitesse de croissance augmente avec la température jusqu'à un maximum au delà duquel elle reste constante ou diminue selon le milieu dans lequel évoluent les animaux. Au delà de 20-25°C la croissance ralentit et une forte mortalité apparait.

L'absence apparente de relation indiquerait donc qu'au moment de la phase pélagique des moules, dans le Pertuis Breton, la température est toujours située dans une gamme à l'intérieur de laquelle la croissance des larves n'est pas gravement perturbée. Les données dont nous disposons depuis 1989 montrent en effet que la température de l'eau a toujours été comprise entre 10 et 20°C pendant les mois de mars, avril et mai Ceci nous conduit à penser que les températures qui ont régné pendant la phase larvaire en 1989, 1990 et 1991 ne peuvent être rendues responsables du mauvais captage observé au cours de ces trois années. Il a d'ailleurs été montré que la mortalité des larves due à des conditions extrêmes de température, salinité ou nourriture était probablement d'une importance minime comparée aux pertes causées par les prédateurs ou la dispersion par les courants (Thorson, 1950, cité par Bayne, 1976 ; Bayne, 1965 ; Widdows, 1991).

Enfin, si l'on s'en tient à la relation globale captage-température, on constate que les conclusions des différents auteurs ne sont pas toujours concordantes. Savage (1956), Beukema (1982) remarquent un recrutement exceptionnel après les hivers très sévères de 1940 et 1979. Dow (1983) trouve une corrélation significative négative entre la température moyenne annuelle de la mer et l'abondance de moules. Beukema (1992) constate aussi un recrutement plus important quand les premiers mois de l'année sont froids, ce que confirment Walker et Dare (1993). Reynolds (1969), en revanche, pense que l'abondance de jeunes moules observée au printemps 1963 ne serait pas imputable à l'hiver rigoureux précédent mais à des pontes qui se seraient produites antérieurement. Savage (1956) rappelle aussi que le sévère hiver de 1947 ne fut pas suivi d'un captage important à Conway, alors que le contraire fut observé cette même année dans la Waddensea allemande. Maarten (1993) remarque pour sa part que de forts recrutements peuvent succéder à des hivers doux et Beukema (1982, 1992) observe également de bonnes fixations en 1973 et 1975 alors que les hivers qui les ont précédés n'ont pas été particulièrement froids. Les résultats de notre étude, eux, montrent que dans le Pertuis Breton une fin d'automne et un début d'hiver frais seraient globalement favorables à un bon captage.

La salinité

L'influence de la salinité sur le développement des larves a aussi été étudiée par de nombreux auteurs La limite inférieure au dessous de laquelle la croissance est fortement perturbée semble dépendre de l'origine des animaux C'est ainsi que des individus issus de parents vivant dans des

milieux dessalés pourront se développer normalement à 14 ‰ tandis que pour d'autres il faudra plus de 20 ‰ (Bayne, 1965). La valeur optimale varie aussi non seulement avec l'origine des moules mais avec la température. Selon Hrs-Brenko et Calabrese (1969), elle se situerait entre 30 et 35 ‰ à 15°C, 25 et 30 ‰ à 20°C. Nos suivis de milieu montrent que depuis 1989, pendant la période larvaire des moules, la salinité a toujours été comprise entre 29 et 35 ‰ (excepté en 1994 où elle est descendue à 25 ‰ début mars), tandis que la température de l'eau, toujours inférieure à 20°C, ne dépasse 15°C qu'au mois de mai. Ceci expliquerait que nous n'ayions pas trouvé de relation entre la captage et la salinité.

L'évapotranspiration potentielle

L'influence de l'émersion sur la survie et la croissance des mollusques a été étudiée chez les adultes mais peu de travaux semblent avoir été réalisés concernant l'action de ce facteur sur les larves au moment précis où celles-ci se métamorphosent et se fixent sur un support soumis à une émersion périodique. La technique de captage utilisée dans les bouchots se distingue par des durées d'émersion importantes des collecteurs. La corrélation que nous avons trouvée entre le recrutement et l'évapotranspiration montre l'influence néfaste de ce facteur lorsqu'il atteint une valeur élevée, supérieure à quatre millimètres ; cette influence est d'autant plus grande que le nombre de jours caractérisés par une E.T.P. importante est élevé. Ceci semble bien confirmer la sensibilité des naissains à la dessication.

Le succès du captage sur bouchot dépend donc pour une bonne part d'un facteur qui intervient après la fixation des larves lorsque les cordes sont exondées. L'influence de ce facteur semble même plus importante que celle de la température avant la fixation (coefficient de corrélation de 0.82 contre 0.74 et 0.70) On ignore cependant si une E.T.P. excessive n'est dangereuse qu'à l'instant précis de la métamorphose et de la fixation, qui est un moment particulièrement critique pour la larve, ou si elle continue d'être nocive pendant un laps de temps plus ou moins grand après cette transformation. Pour aller plus loin dans ce domaine, il serait nécessaire d'entreprendre des recherches approfondies. Il conviendrait de déterminer avec précision les moments où les larves se fixent sur les collecteurs, puis de suivre leur mortalité en fonction des facteurs environnementaux La fréquence des observations devrait être très élevée : 24 à 48 heures au plus, ce qui signifie de pouvoir y consacrer un temps très important.

CONCLUSION

Dans cette étude rétrospective, nous avons essayé de trouver des explications aux déficits de captage de moules observés dans le Pertuis Breton en 1989, 1990 et 1991. Nous avons été amenés pour cela à étudier les relations pouvant exister entre le résultat final qui est le captage et certains facteurs de milieu subis pendant les différentes étapes de la reproduction. Trois relations significatives négatives sont apparues. Il s'agit de :

- la température pendant la gamétogénèse,
- la température pendant la période précédant la ponte,
- l'évapotranspiration potentielle qui représente la sécheresse de l'air.

Les conditions thermiques observées dans le Pertuis Breton pendant la gamétogénèse jusqu'à la ponte ne sont pas défavorables au déroulement de cette phase de la reproduction mais les mauvaises conditions trophiques qui règnent à la fin de l'automne et en hiver ne permettent probablement pas à la moule de satisfaire ses besoins somatiques. La part d'énergie consacrée à la reproduction ne peut alors rester importante que si les besoins somatiques sont réduits ce qui implique une température suffisamment basse.

L'émersion prolongée des cordes de captage au moment des fixations a une influence apparamment plus importante que celle de la température. Des études seraient cependant nécessaires pour mieux préciser l'action de ce facteur.

BIBLIOGRAPHIE

Bachelet G , 1993. Le modèle bivalve au sein du PNDR : une aide à la hiérarchisation des processus régulant le recrutement. *Bulletin d'information PNDR* n° **18** : 12-23.

Baird R H., 1958. Measurement of condition in mussels and oysters. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* **23** : 249-257.

Bayne B.L., 1964 Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L (Molluscа). *Journal of Animal Ecology* **33** : 513-523.

Bayne B L., 1965. Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L). *Ophelia* **2** . 1-47.

Bayne B.L., 1976. Marine mussels : their ecology and physiology. *Cambridge University Press*, 506 p.

Bayne B.L., Gabbot P.A. & Widdows J., 1975. Some effects of stress in the adults on the eggs and larvae of *Mytilus edulis* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **55** : 675-689.

Bayne B L., Holland D.L., Moore M.N , Lowe D.M. & Widdows J , 1978 Further studies on the effects of stress in the adult on the eggs of *Mytilus edulis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **58** : 825-841.

Berthome J.P., Razet D. & Garnier J , 1978 Etude hydrobiologique du bassin de Marennes-Oléron : incidences sur la reproduction de *Crassostrea gigas* en 1977. *Conseil International pour l'Exploration de la Mer* - CM 1978/K 33.

Berthome J.P., Razet D., & Garnier J., 1979. Etude comparée de deux années de reproduction de l'huître creuse *Crassostrea gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron : aspects hydrobiologiques. *Conseil International pour l'Exploration de la Mer* - CM 1979/K 19.

Beukema J J., 1982. Annual variation in reproductive success and biomass of the major macrozoobenthic species living in a tidal flat of the Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* **16**, 37-45.

Beukema J.J., 1992 Expected changes in the Wadden Sea benthos in a warmer world . lessons from periods with mild winters. *Netherlands Journal of Sea Research*. **30**, 73-79.

Bodoy A , Prou J., & Berthome J. P , 1986. Etude comparative de différents indices de condition chez l'huître creuse (*Crassostrea gigas*). *Haliotis* **15** : 173-182.

Boromthanarat S., 1986 Les bouchots à *Mytilus edulis* Linnaeus dans l'écosystème estuarien du bassin de Marennes-Oléron (France) . aspects biologique et bioénergétique. *Thèse Univ Aix-Marseille II*, 142 p.

Bouxin H., 1954. Observations sur le frai de *Mytilus edulis* var. *galloprovincialis* (Lmk) Dates précises de frai et facteurs provoquant l'émission de produits génitaux. *Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, shellfish Comm. n° **36**.

Chipperfield P.N J , 1953 Observations on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* (L) in British waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **32** : 449-476.

Dardignac - Corbeil M. J., & Mazurie J., 1989. Estimation des stocks de moules dans le Pertuis Breton en 1988. *Rapport IFREMER* - RIDRV 89-018 RA/L'Houmeau.

Dardignac - Corbeil M. J , 1994. Estimation des biomasses de moules (*Mytilus edulis* L.) en élevage dans les bouchots du Pertuis Breton. Evolution entre 1988 et 1993. *Rapport IFREMER* - RIDRV 94- 14 RA/L'Houmeau

Dare P.J , & Walker P., 1993 Spatfall of cockles and mussels in the Wash in relation to preceding winter temperatures and possible effects of spring wind regime upon larval dispersal : a preliminary analysis. *In:* Dijkema R. *International Council for the Exploration of the Sea* C.M. 1993/K : 62.

Dix T.G., & Ferguson A., 1984. Cycles of reproduction and conditon in Tasmanian Blue Mussels, *Mytilus edulis planulatus*. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* **35** : 307-317.

Dow R.L., 1983. Sea temperature and ocean fish abundance cycles *Marine Technology Society Journal* **17**(1), 42-44

Drapeau H., & Duguy R., 1985. Temperature de l'eau de mer en surface dans la rade de la Rochelle. *Annales de la Société des Sciences naturelles de Charente Maritime* **7** (3), 339-347.

Gee J. M., Maddock L , Davey J. T., 1977. The relationship between infestation by *Mytilicola intestinalis* Steuer (Copepoda, Cyclоida) and the condition index of *Mytilus edulis* in Southwest England, *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* **37** : 300-308.

Guillou J., Bachelet G., & Glemarec M., 1992. Influence des fluctuations de temperature sur la reproduction et le recrutement de la coque *Cerastoderma edulis* (L.). IIIe colloque du PNDR. *Annales de l'Institut Océanographique*, Paris, **68** (1-2) : 65-74.

Hancock D. A , 1973. The relationship between stock and recruitment in exploited invertebrates. *Rapp. et P.V. des réunions. Conseil International pour l'Exploration de la Mer* **164** : 113-131.

Heral M., Prou J., & Deslous-Paoli J.M., 1986. Influence des facteurs climatiques sur la production conchylicole du bassin de Marennes-Oleron. *Haliotis* **15**, 193-207.

Hrs Brenko M.,. & Calabrese A , 1969. The combined effects of salinity and temperature on larvae of the mussel *Mytilus edulis*. *Marine Biology*. **4**, 224-226.

Lawrence D.R., & Scott G.I, 1982 The determination and use of condition index of oysters. *Estuaries* **5** (1), 29-27.

Lubet P., 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (mollusques bivalves). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches maritimes* **23** (4) : 389-548.

Lubet P., & Aloui N , 1987.. Limites létales thermiques et action de la température sur la gametogenèse et l'activité neurosécrétrice chez la moule (*M. edulis* et *M. galloprovincialis*), mollusque bivalve. *Haliotis* **16**, 309-316.

Maarten R., 1993. Research into parental stock, larval abundance and spatfall of mussels in the German Wadden Sea. *In:* Dijkema R , *International Council for the Exploration of the Sea* C.M. 1993/K 62.

Mazurie J , & Dardignac - Corbeil M J., 1988. Estimation des stocks de moules dans le Pertuis Breton en 1987. *Rapport IFREMER* DRV-88.002 - RA/L'Houmeau.

Mazurie J., & Dardignac - Corbeil M J., 1990. Stratégies d'échantillonnage pour l'estimation des stocks de moules sur bouchots (exemple dans le Pertuis Breton en 1988). *Communication orale présentée au Symposium de Moncton (Conseil International pour l'Exploration de la Mer) en juin 1990.*

Météo-France, Centre de La Rochelle, 1979-1994. Bulletins climatologiques mensuels.

Météo-France, INRA, 1990. Dictionnaire encyclopédique d'agrométéorologie.

Newell R.I.E., Hilbish T.J., Koehn R.K., & Newell C.J, 1982. Temporal variation in the reproductive cycle of *Mytilus edulis* L (Bivalvia, Mytilidae) from localities on the east coast of the United States *Biological Bulletin* **162**, 299-310

Reynolds N., 1969 The settlement and survival of young mussels in the Conway fishery. *Fishery Investigations*, Séries II, **16** (2), 25 p.

Savage R.E., 1956 The great spatfall of mussels in the River Conway Estuary in Spring 1940. *Fishery Investigations*, Séries II, **20** (7), 1-21.

Tan W H , 1975. The effects of exposure and crawling behaviour on the survival of recently settled green mussels (*Mytilus viridis* L.). *Aquaculture* **6** : 357-368.

Thompson R. J , 1979. Fecundity and reproductive effort in the Blue Mussel (*Mytilus edulis*), the sea Urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) and the snow crab (*Chionoecetes opilio*) from populations in Nova Scotia and Newfoundland. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* **36** : 955-964.

Walker P., & Dare P.J, 1993. Monitoring mussel spat abundance in the Wash using artificial collectors *In:* Dijkema R., *International Council for the Exploration of the Sea* C. M. 1993/K : 62.

Widdows J., 1991. Physiological ecology of mussel larvae. *Aquaculture* **94** : 147-163.

Haliotis 24 : 33-41 (1995) Société Française de Malacologie

Densité et biomasse comparées de deux espèces de moules: *Mytilus galloprovincialis* (Lmk.) et *Perna perna* (L.) dans trois moulières naturelles de la région d'Alger

Karimène BOUBEZARI[1] *et Yamina Madiha ABADA-BOUDJEMA*[2]

ABSTRACT

Compared density and biomass of two species of mussels: *Mytilus galloprovincialis* (Lmk.) and *Perna perna* (L.) in three natural mussel beds near Algiers

Three mussel beds from the eastern coast of Algiers have been studied between February 1990 and March 1991. The density and biomass of *M. galloprovincialis* were markedly higher than those of *P. perna*. According to these values, only one mussel bed could be identified as a true mussel bed. Two others showed a picture similar to "atypical" mussel beds.

RESUME

La densité et la biomasse de deux espèces de moules vivant en étroite association, *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) et *Perna perna* (L.) sont étudiées dans trois moulières naturelles de la région est d'Alger de janvier 1990 à mars 1991. L'estimation de ces paramètres démographiques montre que les valeurs de *M. galloprovincialis* sont considérablement plus importantes que celles de *P. perna*. Comparativement aux moulières classiques, seul un des trois faciès s'avère être une vraie moulière. Les deux autres peuvent être qualifiés de moulières atypiques.

INTRODUCTION

Les moulières naturelles, qui sont des peuplements de substrat dur (Pérès & Picard, 1964), sont, le long des côtes algériennes, peuplées par deux espèces de moules, *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 et *Perna perna* (Linné, 1758).

Ces deux espèces vivent étroitement associées et selon les moulières, l'une domine l'autre (Abada-Boudjema, 1981). Du fait de sa plus grande résistance aux agressions de la pollution, *M. galloprovincialis* se développe mieux sur les sites pollués (Bellan-Santini, 1969; Asso, 1982). Aussi, faudrait-il s'attendre à ce que sur de tels sites, cette espèce l'emporte sur *P. perna*.

L'étude de la densité et de la biomasse des deux espèces de moules est menée dans trois moulières naturelles de la côte est algéroise. Ce travail a pour objectif d'évaluer le taux d'occupation des deux espèces de moules et leur évolution. Il doit aussi permettre de diagnostiquer l'état des populations de ces moulières quand elles sont soumises aux diverses actions anthropiques : pêche non contrôlée, rejets divers et travaux d'aménagement sur la côte.

[1] Laboratoire de Biologie et Ecologie Marine, Institut des Sciences de la nature, Université des Sciences et de la Technologie H. Boumediène, PB. 39 El Alia 16111 Alger, Algérie.

[2] Adresse actuelle . Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie, M.N.H.N , 57 rue Cuvier, F-75231 Paris Cedex 05

MATERIEL ET METHODES

Les stations étudiées

Trois moulières naturelles de la région est d'Alger (Fig. 1), Bordj-El-Kiffan, Boudouaou et Boumerdès ont fait l'objet de cette étude.

La moulière de Bordj-El-Kiffan située à une dizaine de kilomètres à l'Est d'Alger, à l'intérieur de la Baie d'Alger, est constituée de rochers morcelés; la station étudiée étant un vaste platier. Non loin de la moulière débouche un égout drainant les eaux domestiques des habitations avoisinantes.

La moulière de Boudouaou se trouve à environ 25 km à l'Est d'Alger. La station est un large platier soumis à une importante agitation des eaux. A proximité de cette moulière, des travaux d'aménagement entrepris il y a quelques années ont provoqué un ensablement notable.

La moulière de Boumerdès, étudiée pour la première fois du point de vue biologique, est située sur le promontoire délimitant les plages sableuses dites "plage Est" et "plage Ouest". La forte agitation des eaux résulte de la diffraction de la houle. L'installation récente d'un égout et son arrivée au niveau de la moulière n'a pas manqué de causer d'importantes perturbations du peuplement.

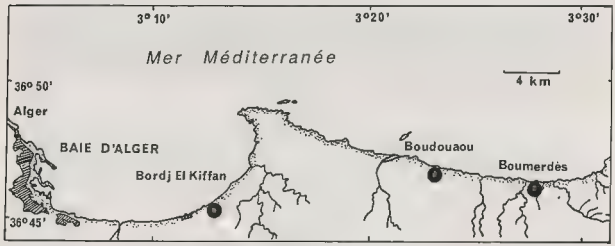


Figure 1. Localisation des moulières étudiées

Les facteurs du milieu

Au cours de cette étude la température, la salinité, l'oxygène dissous et la chlorophylle "a" ont été mensuellement mesurés.

- La température de l'eau et de l'air est relevée à l'aide d'un thermomètre de terrain;
- La salinité est mesurée selon la méthode conductimétrique (Rodier, 1976);
- Le taux d'oxygène dissous est déterminé par la méthode de Winkler (1888) modifiée par Alsterber (1925 in Rodier, 1976);
- La chlorophylle "a" est dosée selon la méthode de Lorenzen (1967).

Echantillonnage et étude des populations

L'étude des populations de moules est entreprise en même temps que l'analyse des peuplements sur des échantillons récoltés, une fois par mois, de janvier (avril à Boudouaou et Boumerdès) 1990 à mars 1991, selon la méthode préconisée par Bellan-Santini (1963) et définie par Pérès & Picard (1964).

Le tri effectué, les coquilles de moules sont délicatement débarrassées de leurs épibiontes. Les moules de chacune des deux espèces sont alors comptées et pesées au 1/10 ème de mg près. Elle sont ensuite placées à l'étuve à 70°C jusqu'à obtention du poids constant. Une fois ces pesées effectuées, les individus sont éviscérés et les coquilles, débarrassées de leur chair, sont de nouveau mises à l'étuve (70°C) avant d'être pesées.

La densité est exprimée, après conversion, en nombre d'individus par mètre carré.

La biomasse est exprimée en poids sec de chair par mètre carré. Celui-ci est le poids le plus fidèle pour l'évaluation de la matière organique (Bodoy *et al.*, 1979; Abada-Boudjema, 1983 & 1992; Boubezari, 1988).

RESULTATS

Facteurs du milieu

Les fluctuations de la température de l'eau (Fig. 2) en fonction du temps sont similaires au sein des trois stations. Excepté les baisses enregistrées en mai à Boudouaou et en juin à Bordj-El-Kiffan, la température augmente jusqu'en septembre où elle atteint son maximum (autour de 26°C). A partir de ce mois, elle diminue progressivement jusqu'en février où elle atteint son minimum (13,8°C).

D'une manière générale, la salinité (Fig. 2) évolue saisonnièrement et reste comprise entre 35,4 et 37,4 P.S.U.; des valeurs importantes en saison froide avec, cependant quelques exceptions; le minimum enregistré en juin à Boumerdès et le maximum en décembre à Boudouaou.

L'oxygène dissous (Fig. 2), montre des fluctuations similaires entre les stations. Ses teneurs, comprises entre 5,2 et 8,4 ml/l, sont plus faibles pendant la saison estivale. Par ailleurs, c'est à Bordj-El-Kiffan que sont notées les valeurs les plus faibles du fait du mode relativement calme à l'intérieur de la Baie d'Alger.

Les fluctuations de la chlorophylle "a" (Fig. 2) montrent une évolution irrégulière, mais, dans le cycle figure le pic printanier habituellement observé dans les eaux tempérées. A Boumerdès, les amplitudes des fluctuations sont faibles et les concentrations ne dépassent pas 1,3 µg/l d'avril 1990 à mars 1991.

Etude des populations de moules

Densité

Dans la moulière de Bordj-El-Kiffan la densité évolue de la même manière chez les deux espèces (figure 3). Les valeurs les plus élevées sont observées en avril-mai, avec un maximum d'individus en mai pour les deux espèces et un minimum en septembre-décembre-janvier pour *P. perna*. *M. galloprovincialis* présente en moyenne, une densité 68 fois supérieure à celle de sa concurrente *P. perna* (Tableau 1).

Tableau 1. Densités moyennes mensuelles (ind.m^{-2}) chez *Mytilus galloprovincialis* et *Perna perna* dans les trois stations.

	Bordj El Kiffan	Boudouaou	Boumerdès
Mytilus galloprovincialis	2982	1736	1332
Perna perna	43	166	73

A Boudouaou, les valeurs les plus importantes sont observées d'avril à juillet chez les deux espèces (figure 3). Toutefois, si la densité évolue progressivement durant cette période, elle est inverse chez les deux espèces; à l'augmentation notée chez *P. perna* correspond une baisse chez *M. galloprovincialis*. A partir de septembre, les fluctuations sont irrégulières avec un minimum en septembre-octobre. *M. galloprovincialis*, espèce prédominante, représente 10 fois *P. perna* en densité (Tableau 1).

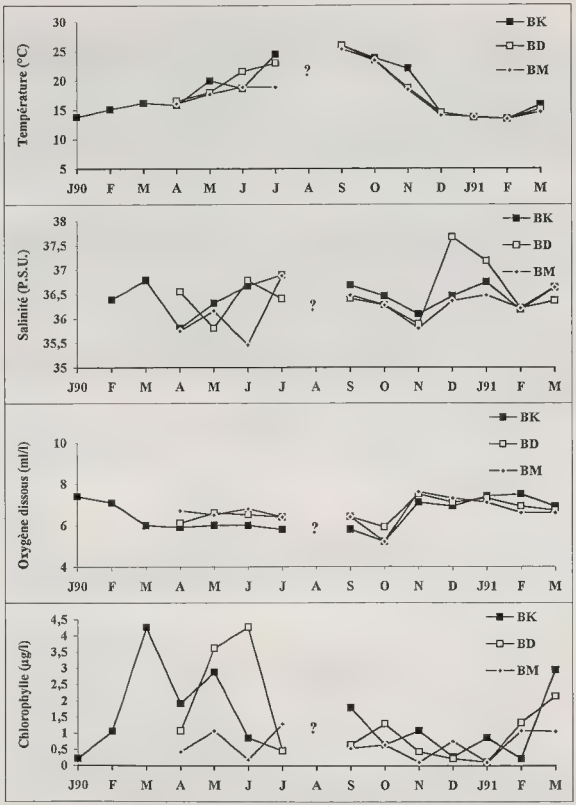


Figure 2. Variations de la température de l'eau (°C), de la salinité (P.S.U.), de l'oxygène dissous (ml/) et de la chlorophylle " a " (µg/l) dans les moulières de Bordj El Kıffan (BK), Boudouaou (BD) et Boumerdès (BM).

De même que les deux autres stations, celle de Boumerdès présente des valeurs importantes au printemps avec un maximum en juin pour *M. galloprovincialis* et en mars pour *P. perna* (Fig. 3). Les valeurs les plus faibles sont enregistrées en automne-hiver. Beaucoup mieux représentée que *P. perna*, *M. galloprovincialis* montre une densité moyenne 18 fois plus importante (Tableau 1).

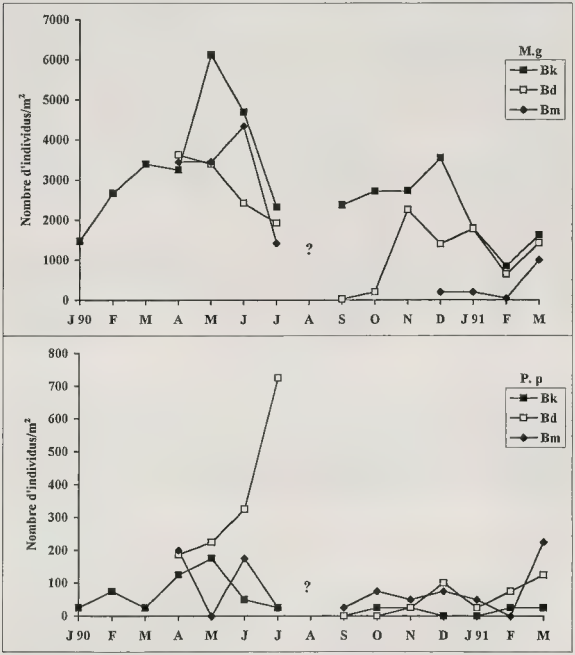


Figure 3. Variations de la densité chez *Mytilus galloprovincialis* (M.g) et *Perna perna* (P.p) dans les moulières de Bordj El Kiffan (BK), Boudouaou (BD) et Boumerdès (BM).

La densité la plus élevée de *M. galloprovincialis*, est rencontrée à Bordj El Kiffan (tableau 1). Elle représente 1,8 fois celle de Boudouaou et 2,3 fois celle de Boumerdès. A Boudouaou elle est 1,3 fois plus importante qu'à Boumerdès.

La densité la plus forte de *P. perna*, est enregistrée à Boudouaou où elle représente 2,3 fois celle de Boumerdès et près de 4 fois celle de Bordj El Kiffan. A Boumerdès elle est 1,7 fois plus importante qu' à Bordj El Kiffan.

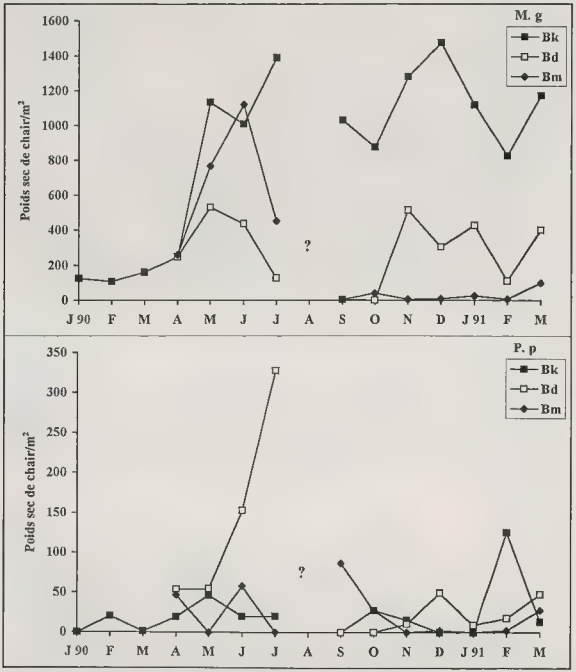


Figure 4. Variations de la biomasse chez *Mytilus galloprovincialis* (M.g) et *Perna perna* (P p) dans les moulières de Bordj El Kiffan (BK), Boudouaou (BD) et Boumerdès (BM).

Biomasse

A Bordj-El-Kiffan, la biomasse est faible, voire minimale, en hiver-début de printemps pour *M. galloprovincialis* et en été-automne pour *P. perna* (figure 4). Elle est importante au printemps-été et maximale à la fin de l'automne.

A Boudouaou, *M. galloprovincialis* (figure 4) montre des valeurs importantes au printemps et des valeurs faibles en été. Chez *P. perna* (figure 4), la biomasse est importante au printemps-début d'été et minimale en février.

A Boumerdès, au contraire, chez les deux espèces, les fluctuations sont irrégulières (figure 4) mais les valeurs les plus élevées sont observées au printemps-début d'été et les plus faibles en automne-hiver en particulier chez *P. perna* où les valeurs sont inférieures à 5 g m^{-2}.

C'est *M. galloprovincialis* qui présente les biomasses les plus importantes dans les trois stations (tableau 2). A Bordj El Kiffan sa biomasse est 40 fois celle de *P. perna* mais à Boudouaou, du fait de l'importance relative de *P. perna*, ce rapport n'est plus que de 4. A Boumerdès, la biomasse de *M. galloprovincialis* représente 10 fois celle de sa concurrente.

A Bordj El Kiffan, où sa biomasse est la plus élevée elle représente approximativement 3 fois celle de Boudouaou et près de 4 fois celle de Boumerdès A Boudouaou, elle est 1,3 fois celle de Boumerdès.

La plus forte biomasse de *P. perna*, est enregistrée à Boudouaou. Elle y représente en moyenne 3 fois celle de Boumerdès et de Bordj El Kiffan Dans ces deux stations, la biomasse est quasiment la même.

Tableau 2. Biomasse mensuelle moyenne en g m^{-2} de poids sec de chair chez *Mytilus galloprovincialis* et *Perna perna* dans les trois moulières.

	Bordj El Kiffan	Boudouaou	Boumerdès
Mytilus galloprovincialis	854,1	282,4	223,8
Perna perna	21,3	65,6	22,9

DISCUSSION

Biomasse et densité semblent étroitement corrélées entre elles Pour l'ensemble des stations les valeurs les plus importantes de densité au printemps sont parallèles à celles de biomasse aussi bien chez *M. galloprovincialis* que chez *P. perna*. Les fortes valeurs de densité résultent du dépôt de naissain mis en évidence à cette période. En effet, un apport de jeunes individus ne dépassant pas 15 mm de taille a été observé d'avril à juin. Ces jeunes individus représentent en moyenne chez *M. galloprovincialis* 18% de la population de moules de Bordj-El-Kiffan, 10% de Boudouaou et 8,7% de Boumerdès. Chez *P perna* cette sédentarisation de naissain est moins importante; à Boudouaou, où cette espèce présente les effectifs les plus importants, la proportion du naissain n'est que 6% de la population au printemps.

Cette relation entre densité et apport de juvéniles a été auparavant établie dans la moulière de Bordj-El-Kiffan (Abada-Boudjema, 1981) où le naissain est particulièrement important de mai à juillet 1979 chez les deux espèces.

Les résultats de densité associés à ceux de biomasse montrent que *M. galloprovincialis* est l'espèce prédominante dans les trois moulières. Cette prédominance est d'autant plus importante à Bordj-El-Kiffan, où, relativement à *P. perna*, elle présente un taux d'occupation de 98,5%. Cette espèce est également dominante à Boumerdès et à Boudouaou où elle représente respectivement des taux de 94,8% et de 91,3%. Les trois moulières sont donc pilotées par *M. galloprovincialis*.

Les valeurs les plus faibles concernant aussi bien la densité que la biomasse sont observées en automne-début d'hiver. Différents facteurs peuvent être mis en cause : la prédation par le gastéropode *Thais haemastoma* et, dans une large mesure, la consommation par l'homme. Notamment à Boudouaou et Boumerdès, la densité a régressé de manière notable à la fin de l'été

après les récoltes excessives par les estivants et l'utilisation des moules comme appât pour la pêche. *P. perna*, du fait des grandes tailles qu'elle atteint, est plus particulièrement prisée.

La régression de la densité s'est trouvée, en outre, accentuée par l'ensablement résultant des travaux d'aménagement à proximité des moulières de Boudouaou et Boumerdès. A Boudouaou, l'accès aux autres gisements étant devenu difficile, toute la pêche s'est concentrée sur la station étudiée. Ce qui a contribué à réduire le taux d'occupation de *P. perna* à 9% alors que cette espèce dominait la moulière avec un taux de 87% en 1988 (observation des auteurs) et un taux de 83% en 1979 (Abada-Boudjema, 1983). Ceci permet, en outre, d'expliquer l'absence de *P. perna* dans certains prélèvements. Les taux de cette espèce sur les trois sites sont, par ailleurs, inférieurs à ceux observés dans les moulières du Maroc (Bitar, 1987).

Les conditions trophiques peuvent être également impliquées dans les fluctuations de la biomasse et, indirectement de la densité. Ainsi, les poussées phytoplanctoniques, que traduit l'augmentation des teneurs en chlorophylle "a" au printemps, contribueraient à l'augmentation de la biomasse en cette période. Du reste, à Boumerdès où la chlorophylle "a" ne dépasse pas 1,3 µg/l, les faibles valeurs de biomasse et de densité pourraient être attribuées à un déficit alimentaire.

Les baisses de biomasse notées à la fin de l'été, notamment à Boudouaou et Boumerdès, pourraient aussi être dues aux mauvaises conditions auxquelles sont soumises les moules : exondations des moulières, déficit alimentaire, entre autres.

Les fluctuations de la biomasse ne sauraient être uniquement attribuées à celles de la densité et aux conditions du milieu. Elles peuvent aussi être liées au cycle de reproduction. Ainsi l'augmentation de la biomasse à la fin de l'hiver pourrait s' expliquer, à Bordj-El-Kiffan et à Boumerdès par la reconstitution des réserves et la maturation de la gonade. Cette période de "restauration" correspondrait à celle qui précède les émissions massives de gamètes signalées chez les deux espèces par Boukroufa et Djedjat (1990), Abada-Boudjema (1992), Boubezari (1988) et dont résulte la sédentarisation du naissain observée au printemps.

Seule la station de Bordj-El-Kiffan montre des valeurs de densité et de biomasse comparables à celles des moulières typiques et classiques (Bellan-Santini, 1969; Koçatas, 1978; Tursi *et al.*, 1985; Hosomi, 1987; Bitar, 1987).

Au contraire les moulières de Boudouaou et Boumerdès montrent des valeurs beaucoup moins importantes et sont en voie de régression. A Boumerdès, du reste, la station a fini par être ensevelie par les rejets d'un égout.

CONCLUSION

Résistant mieux aux différentes agressions que *P. perna*, *M. galloprovincialis* s'est revélée être l'espèce dominante dans les trois moulières de l'Algérois, même à Boudouaou où jusqu'en 1988 *P. perna* l'emportait nettement

Des trois moulières, celle de Bordj-El-Kiffan est la plus peuplée. Elle est, dans les valeurs de densité et biomasse, comparable aux moulières classiques. Il n'en est pas de même pour les deux autres où les populations sont en régression du fait d'importantes perturbations dues à l'intervention de l'homme. Du fait de leur pauvreté en effectif de moules, les moulières de Boudouaou et de Boumerdès peuvent être considérées comme des moulières atypiques.

Les paramètres démographiques des populations de moules sont donc régis par les conditions du milieu mais l'action anthropique peut avoir des effets beaucoup plus accentués. De mauvaises conditions écologiques pourraient, en effet, mettre en stress ces populations sans toutefois atteindre la gravité de l'action dévastatrice de l'homme. Le cas de la moulière de Boumerdès, qui a disparu, ensevelie par l'arrivée de l'égout, en est un exemple. Aussi, dans ces perspectives, l'intérêt de l'étude des écosystèmes, marins et côtiers en l'occurrence, et leur surveillance prennent tout leur sens.

BIBLIOGRAPHIE

Abada-Boudjema Y.M., 1983. Etude dynamique de deux populations de moules *Mytilus galloprovincialis* (lmk) et *Perna perna* (L.) de Bordj-El-Kiffan (Baie d'Alger). Thèse Doctorat 3ème cycle, Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumediène, Alger, 115 p.

Abada-Boudjema Y., 1992. Variations de l'index de condition chez deux espèces de moules *Mytilus galloprovincialis* Lmk et *Perna perna* L. de la côte algéroise (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae). *Proceeding Ninth International Malacological. Congress.* pp. 11-18.

Abada-Boudjema Y. & Mouëza M. 1981. Structure des populations d'une moulière naturelle en baie d' Alger. *Acta Oecologica Ecologia Generalis*, 1 (2) : 183-194.

Asso, A., 1982. Contribution à l'étude des polluants métalliques chez la moule *Perna perna* (L.) dans la baie d'Alger. Thèse Doctorat 3ème cycle, Université Aix. Marseille II, 138p.

Bellan-Santini D., 1969. Contribution à l'étude des peuplements infralittoraux sur substrat rocheux (étude qualitative et quantitave de la frange supérieure). *Recueil Travaux Station Marine d' Endoume*, 63 (Bull. 47) : 5-294.

Bitar G., 1987. Etude des peuplements benthiques littoraux des côtes atlantiques et méditerranéennes du Maroc. Impact de la pollution. Comparaison biogéographique Thèse Doctorat d'Etat, Université Aix Marseille II, 395 pp

Bodoy A. & Massé H , 1979. Quelques paramètres permettant de suivre la production organique d'un Mollusque Bivalve au cours d'un cycle saisonnier. *Pub. Sci. Tech. CNEXO, Actes Colloq.*, (7) : 753-766.

Boubezari K., 1988. Variations de l'index de condition chez *Perna perna* (L.) et *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) de la moulière naturelle de Bordj-El-Kiffan. Mém. DES, Institut des Sciences de la Nature, Université des Sciences et de la Technologie H. Boumediène, Alger, 39 p

Boubezari K., 1992 Contribution à l'étude des peuplements de trois moulières naturelles de la région d'Alger. Thèse Magister, Institut des Sciences de la Nature, Université des Sciences et de la technologie, Houari Boumediène, Alger, 134p

Djediat C. & Boukroufa F. 1990. Reproduction comparée de *Perna perna* (L.) et de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) sur la côte algéroise. *Haliotis.* (10) : 115-127.

Hosomi A., 1987. On the density effect in population of the mussel *M. galloprovincialis Venus*, 46 (2) : 116-126.

Koçatas A., 1978. Izmir Korfezi Kayalite sahillerinin bentic formlari uzerinde kalitatif ne kanitatif arastimalar. *Sci. Monogr. Fac Sci. Ege. Univ.*, 93p.

Lubet P., 1973 Exposé synoptique des données biologiques sur la moule *M. galloprovincialis* (Lmk, 1819). *Synop F.A.O. Pêche* 88.

Lorenzen C.J., 1967 Determination of chlorophyll and phcopigments Spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.* (12) : 343-346.

Pérès J M & Picard J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Revue des travaux de la Station Marine d'Endoume*, 47 (Bull. 31) : 5-137.

Rodier J. & coll., 1976. L'analyse de l'eau, eaux naturelles, eaux résiduelles, eau de mer, tome 1, 5ème ed. Dunod, Paris, 630p.

Tursi R., Matarese A., Scalera-Liaci L., Cecere-E , Montanaro C. & Chieppa M., 1985. Struttura della popolazione de *M galloprovincialis* Lmk presente nei banchi naturali del Mar Piccolo di Taranto. *Ancona*, IV (2) : 183-191.

Zaouali J., 1973. Note sur la présence de *P perna* L. (=*Mytilus africanus*) dans la région de Bizerte. *Bulletin de l' Institut Océanographique de Salambô*, (2) : 637-642.

Haliotis 24 : 43-55 (1995) Société Française de Malacologie

Energetics of reproduction related to environmental variability in bivalve molluscs

Enrique NAVARRO [1] *and Juan Ignacio P. IGLESIAS* [1]

ABSTRACT

Cyclic nature of reproduction in the temperate area is correlated with seasonal fluctuations of relevant environmental parameters such as temperature and food availability. Effects on reproduction are expected to result from ambient variables influencing both, the energetic status of individuals (scope for growth level) and the distribution of energy between the somatic and reproductive lines (allocation level). In order to resolve both levels of environmental influence, gamete production of bivalves were studied within the context of seasonal trends of assimilation and growth. To provide for a comparative approach, the study included two species of bivalves (the cockle *Cerastoderma edule* and the clam *Tapes decussatus)* sharing a common infaunal habitat in estuaries. Seasonal patterns of growth exhibited a great similitude between species. A combination of optimal nutritional conditions and rising temperatures results in peaks of assimilation and growth occuring in late winter and spring, while reduced availability of food and high rates of metabolism induced by temperature were responsible for declining growth during summer and autumn. Multiple regression analysis identified total growth, seasonal temperature and level of carbohydrate reserves as factors that combine to determine reproductive output. Influence of temperature was of two sorts: by affecting scope for growth and, so total growth, and by directly affecting rates of gametogenesis. In this respect, there is a considerable interspecific difference: Scope for growth of cockles exhibited a higher thermal sensitivity, while direct effects of temperature on reproduction were greater in clams, where both threshold temperatures and coefficients measuring thermal effects on rates of gametogenesis are considerably higher. Such differential behaviour with respect to environmental temperature appears reflected in the timing of reproductive cycle, with clams reaching a peak of reproductive condition later in the year.

INTRODUCTION

Marine bivalves from the temperate zone exhibit cyclical patterns of reproduction where both the timing for initiation and completion of gametogenesis and rates at which these processes occur are highly variable (Sastry, 1979; Lubet and Mann, 1987). There is a general consensus in correlating cyclical nature of reproduction to seasonal fluctuations in relevant environmental parameters. However, given the complexity of interactions between such seasonal variables as food and temperature and endogenous factors, there is only partial understanding of the precise influence of environment on reproduction. In this respect, a better perspective of the problem is likely to be gained when the analysis of reproductive features is undertaken at two levels: the energetic status of individuals and the energy allocation to reproduction.

[1] Departamento de Biologia Animal y Genetica, Universidad del Pais Vasco / Euskal Herriko Unibertsitatea, Apartado 644, E-48080, Bilbao, Spain.

The energetic status of individuals

A positive correlationship has been found between the scope for growth of mussels *Mytilus edulis* and reproductive traits such as egg size or fecundity (Bayne, 1975; Bayne *et al.*, 1978). Although particular conditions of the sea environment (e.g., salinity fluctuations or reduced oxygen availability) are known to chronically influence scope for growth in many species of bivalves, main trends in the energetic status are determined by temperature and food availability (Bayne and Newell, 1983).

Energy in excess of maintenance requirements rapidly increases with nutrient availability, giving rise to improved conditions for reproduction. The evidence in favour of food playing such a determinat role is overwhelming as essentially based on intraspecific comparisons, in terms of reproductive effort and fecundity, between populations exposed to different nutritional regimes (Bayne *et al.*, 1983; Mac Donald and Thompson, 1985; Barber *et al.*, 1988). Consequently, growth trends along the year and related reproductive periods are likely caused by seasonal food fluctuations. Influence of temperature (seasonal temperature change, in particular), on its side, is inferred from the existence of a thermal optimum; i.e., a temperature at which the scope for growth reaches a maximum (Bayne and Newell, 1983; Bayne, 1985).

The energy allocation to reproduction

Surplus energy resulting from the energy balance is finally shared between somatic and reproductive compartments. Concerning this point, two relevant questions emerge:

1.- How much energy is devoted to reproduction. The fraction of total growth allocated to reproduction, or reproductive effort (RE), exhibits considerable variability. Interest in this point has been focused on intraspecific differences in RE among populations of bivalves submitted to variable environmental conditions. Although no clear relationship exists between reproductive behaviour and degrees of environmental stress, conditions leading to energetic deterioration of individuals tend to reduce the age-specific reproductive effort (Bayne *et al* , 1983; Thompson, 1984; Mac Donald *et al* , 1987); as a consequence, fecundity would be reduced in an even larger extent than individual growth under restrictive nutritional or thermal conditions.

2.- When allocation should occur For adaptative value to be accorded to reproductive behaviour, allocation should take place at the most favourable moment regarding larval developement and recruitment success. Accordingly, two mechanisms could be considered:

a) Allocation postponement through a cycle of nutrient storage: Surplus energy available during periods of nutrient abundance can be stored until transference to reproduction is opportune. Energy storage in bivalve molluscs usually occurs in the form of carbohydrates, and mobilization of this reserve to accomplish reproductive requirements characteristically involves a cycle of transformation of glycogen into lipids during vitelogenesis (Gabbott, 1975). Conspicuous cycles of glycogen reserves have been reported in *Mytilus edulis* (De Zwaan and Zandee, 1972; Gabbott and Bayne, 1973), and the idea of storage playing the role of buffering gametogenesis against unpredectibility of food supply in variable environments was developed by Bayne (1976). Mathieu and Lubet (1993) have in fact suggested that the developement of a specific storage tissue, such as the vesicular connective, is restricted to species (i.e. of Mytilidae, Ostreidae) "with a high degree of fecundity and which are subjected to marked fluctuations in food availability".

Intraspecific differences in timing of reproduction could be analyzed in this context: For instance, Navarro *et al.* (1989) have reported that gametogenesis of cockles *Cerastoderma edule* occurs early in the year when sustained with carbohydrate reserves, but should these reserves be reduced, the onset of gametogenesis is delayed until the spring, when increased food availability in the environment ensures gamete production at the expenses of directly assimilated nutrients. This leads to large interannual differences in timing of gametogenesis and spawning of cockles (Navarro *et al* , 1989). Similarly, between-population differences have been interpreted as caused by fluctuations in the nutrient storage cycles associated with microgeographic gradients of food

availability, in such species as *M. edulis* (Newell *et al.*, 1982), *Macoma balthica* (Wenne, 1985) and *Geukensia demissa* (Borrero, 1987), and starvation has been reported to cause a delay in timing of gametogenic cycle of *M. edulis* (Pipe, 1985).

b) Temperature effects on timing of reproduction: Assuming a surplus energy is available, either from immediate nutrient assimilation or in the form of stored energy, temperature would have a specific effect on reproduction. This conclusion is based on extensive experimental evidence relating reproductive condition to combined changes in food and thermal regimes (Sastry, 1966; Sastry and Blake, 1971; Gimazane and Lubet, 1972; Gabbott and Bayne, 1973). Temperature effects are known to have two components:

- Gonadal development of many species is known to take place in a restricted range, defined by lower and higher thermal limits. Once gametogenesis is completed, temperature would act as a trigger for spawning (Lubet, 1981).
- Within these limits, temperature would act to to modify rates of gametogenesis (kinetic effects). Loosanoff and Davies (1952) found that the extent of time to ripening in oysters (*Crassostrea virginica*) was a negative exponential function of environmental temperature, and Lubet (1981) reported similar results for *Ostrea edulis* and *Cerastoderma edule*. Bayne (1975) found that duration of gametogenesis in *M. edulis* may differ between years when expressed in calendar days but is similar when given in degree-days (but see Lubet *et al.*, 1981). Similarly, different populations of *M. edulis* from the East coast of USA exhibited good correlations between the gamete volume fraction of the mantle and degree days (Newell *et al* , 1982). However, slopes of such relationships varied among populations submitted to different nutritional conditions, a result that perfectly illustrates the combined effect of food and temperature on timing of reproduction.

In addition to ensure the synchronous release of gametes by the population, another functional role of temperature appears to be the timing of reproductive phases in order to match seasonal events. One relevant event related to the planctotrophic larval stage of bivalves is represented by spring phytoplanctonic blooms characteristic of the temperate area, a phenomenon accounting for some degree of covariation between food availability and temperature (or rather, its rate of change) along the seasonal cycle Given such a co-variation, both thermal conditioning and the effect of temperature on spawning would have functional value in contributing to ensure the presence of larvae at the most opportune moment as regards food availability (Newell *et al.*, 1982; Bayne, 1984). For this coupling to be achieved a winter gametogenesis is required, implying that substrates and energy for biosynthesis of gametes is supplied from energy stores. Consequently, such an optimal reproductive behaviour would be approached as far as prevailing environmental conditions could afford sufficient accumulation of carbohydrate reserves during the summer. Intraspecific variability in the reproductive cycles resulting from changing food environment either interannually or along a microgeographic gradient has already been discussed. Similarly, species-specific differences in thermal sensitivity or in the capacity to assimilate nutrients (Bayne and Newell, 1983) would be expected to cause variable degrees of energy storage under comparable environmental conditions, contributing to design the different breeding cycles occuring among species of bivalves .

This paper aimed to address the various levels of environmental influence on reproduction by setting the study of reproductive cycles within the context of seasonal growth trends. The possibility that different species might exhibit differentiated behaviours concerning the energetics of reproduction was also considered For this purpose, a comparative approach was undertaken involving the discussion of similar data obtained for two species of bivalves sharing a common infaunal habitat in the Mundaka Estuary (Basque Country), the cockle *Cerastoderma edule* (Linné, 1758) and the clam *Tapes decussatus* (Linné, 1758).

SEASONAL PATTERNS OF ASSIMILATION AND METABOLIC EXPENDITURE

Conceptually, growth is the resultant of a balance between components of energy gain -represented by assimilation- and metabolic expenditure. Effect of seasonal variables such as food availability and temperature on both components is essential in the perspective of placing the energetics of reproduction within the environmental context.

In this work, assimilation was indirectly computed as summation of energy accumulated as total growth (organic shell growth included) (P) and respired energy. For each sampling date, assimilation (A) and respiration (R) corresponding to differently sized cockles and clams were plotted against body weight on a logarithmic scale and lines fitted to data by least squares procedure. Figure 1 displays seasonal trends of both A and R, estimated for standard-sized specimens by susbtitution on the above regression lines. Standard size was chosen to represent approximately a same age-class of both species in the Ría de Mundaka, and was therefore different in cockles and clams (100 and 250 mg soft body dry weight, respectively).

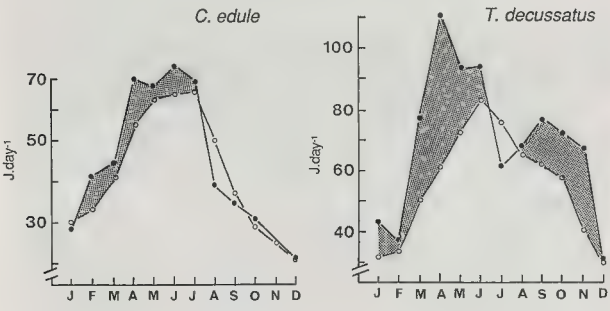


Figure 1. Seasonal trends for assimilation (full circles) and respiration (open circles) in 100 mg standard sized cockles (*C. edule*) and 250 mg standard sized clams (*T. decussatus*).

Some interesting differences left aside (e.g., growth of clams *T. decussatus* has an additional peak in autumn) there is a basic coincidence in the seasonal cycles of assimilation and metabolism for both species: Assimilation tends to reach a maximum in the spring and decreases along the summer, while metabolism peaks in early summer. Consequently, there is some correspondence between these components of growth and temperature although far from a strict dependence. Thermal effects on assimilation were quantified by using a model where assimilation was given as a function of temperature and data fitted by linear regression (logarithmic transformation of the independent variable was performed on account of the best-fit criterion). Results shown in Table 1 indicate that temperature had a significant effect on assimilation in both species but explained only 33 and 41 % of seasonal variability in this parameter for cockles and clams, respectively. Obviously, most unexplained variance on temperature grounds should be presumingly attributed to

seasonal fluctuations in food availability; moreover, since some co-variation between food and temperature is likely to occur over the year, we cannot discard that a fraction of assimilation accounted for by temperature should in fact correspond to nutritional conditions. In other words, nutritional factors would be of prime importance in determining the seasonal course of assimilation. However, assesment of food availability is difficult in infaunal species (see Navarro *et al.*, 1992), for which conventional parameters such as chlorophyll concentration in the water column cannot be considered representative of actual diets. Given these limitations we have undertaken an indirect approach to resolve the component of assimilation which is dependent on nutritional factors by using the index:

$$I_A = (A\text{-}A^*) / A$$

for A representing actual values of assimilation and A*, the assimilation corresponding to seasonal temperature as calculated with the equation of Table 1. From plotting I_A over the year (Fig 2a) it becomes apparent that optimal nutritional conditions for both species would have occurred in the early spring (March-April), a seasonal trend of food availability that exhibits a noticeable regularity between years, probably reflecting regular events such as peaks of primary production in either phytoplancton and/or phytobenthos components.

Table 1. Parameters of regression equations relating assimilation (Joules per day) of cockles *Cerastoderma edule* (100 mg dry tissue wt) and clams *Tapes decussatus* (250 mg dry tissue wt) to environmental temperature (on logarithmic scale).

	Term	Coefficient	SE
C. edule			
	Intercept	-83.95	
	Slope	108.73	40.22
	n= 17	r^2 =0.328	P=0.016
T. decussatus			
	Intercept	- 149.03	
	Slope	178.02	53.11
	n= 18	r^2=0.412	P=0.004

Regarding seasonal patterns of growth, a combination of optimal nutritional conditions and rising temperatures results in peaks of assimilation and maximum rates of growth that are reached in the spring, while reduced availability of food and high rates of metabolism induced by temperature are responsible for declining growth during the summer. In spite of a noticeable coincidence in this respect, timing of reproductive cycles exhibits great differences between both species (Fig. 2c). In C. *edule*, the gamete volume fraction (GVF), estimated as described by Navarro *et al.* (1989), tends to reach a maximum in spring, coincidentally with peaking of total growth. Interannual differences which have been attributed to variable levels of carbohydrate reserves prior to gametogenesis (Navarro *et al*, 1989) are also evident. As compared with cockles, reproductive cycle of clams T. *decussatus* appears shifted towards summer, with GVF values peaking some 3 months after the maximum growth rate has been reached. Such a diplacement takes place in spite of the fact that replenishment of carbohydrate reserves has occurred, suggesting that gametogenesis could be a more thermodependent process in clams than in cockles. Therefore, specific temperature effect on reproduction should be considered, in addition to indirect effects mediated through thermal dependence of assimilation and growth. It is on this basis that differences in timing of reproduction between both species could be interpreted.

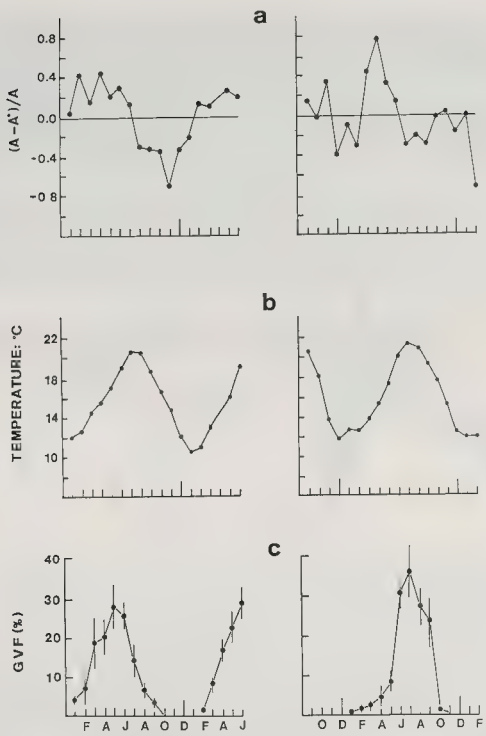


Figure 2. Seasonal evolution of a) an index representing nutritional conditions $I_A = (A - A^*)/A$ (see text); b) sea water temperature and c) gamete volume fraction (GVF) of gonadic tissue, in cockles *C. edule* (left column) and clams *T. decussatus* (right column).

FACTORS AFFECTING REPRODUCTIVE OUTPUT

Reproduction was quantitatively assessed by computing gonadal growth. To obtain this measurement, seasonal variations in the weight of gonadic tissue were combined with determinations of the gamete volume fraction to obtain an estimate of gamete production (Pr). The study was undertaken in the context of total growth measurements (P). Data on seasonal variations in the biochemical composition of tissues allowed weight determinations to be converted into energy units, and both P and Pr were given in Joules per day (see Navarro *et al.*, 1989 and Iglesias and Navarro, 1991 for methodological details).

The analysis of factors affecting reproductive output (measured as gamete production) was accomplished by multiple regression analysis. In both species, monthly estimates of Pr during the reproductive season corresponding to different age-classes were expressed as a simultaneous function of total growth (P: Joules/day), seasonal temperature (T: °C) and carbohydrate content of tissues (CH: mg). Statistical fitting of this equation by stepwise multiple regression leaded to models (Table 2) were a same set of variables (P, CH and an interaction term of P and T) explained a considerable amount of variability in reproductive output (96 and 77 % for cockles and clams, respectively). An examination of terms in the model leads to the following conclusions:

- Environmental conditions affecting the energetic status of bivalves, and so responsible for variable rates of growth, are important determinants of reproduction.

- Most of such effects occur in combination with direct thermal effects, in such a way that the positive influence of growth rate on reproductive output is strengthened by rising temperature. In other words, for variable rates of growth, gamete production is an approximately constant fraction of total individual production, but this fraction is a rising function of environmental temperature.

- A term for carbohydrate content stands for the fact that a direct relationship occurs between reproductive output and current level of energy stores, through the potential utilization of carbohydrates to meet the demands of gametogenesis.

Table 2. Parameters of multiple regression equations relating gonadal production (Pr: Joules per day) of cockles *Cerastoderma edule* and clams *Tapes decussatus* to total growth (P: Joules per day), environmental temperature (T: °C) and tissue carbohydrates (CH: mg).

	Term	Coefficient	SE
C. edule			
	Intercept	-0.169	
	P	-0.188	0.052
	P x T	0.026	0.003
	CH	0.015	0.004
	n = 40	$r^2 = 0.960$	$P = 10^{-4}$
T. decussatus			
	Intercept	-1 .959	
	P	-1.837	0.261
	P x T	0.125	0.017
	CH	0.105	0.025
	n = 40	$r^2 = 0.775$	$P = 10^{-4}$

- The models provide the possibilty of quantifying specific effects of temperature on reproduction. Two kind of effects were considered:

a) Temperature as a switching-on factor for gametogenesis was evaluated through the determination of a lower threshold temperature, which was estimated by setting Pr = 0 in the model. Large interspecific differences were apparent indicating that the onset of gamete proliferation has thermal requirements that are higher for clams than for cockles. For instance, in a range of growth rates comprised between 5 and 20 Joules/day and mean carbohydrate contents representing a 10 % of total soft body weight, the threshold temperatures were found to fluctuate between 13.5 and 14.5 °C, in the case of clams compared with 7.3 to 7.4 in cockles.

b) Kinetical effects of temperature on rates of gametogenesis were also found to exhibit large interspecific differences As a matter of comparison, we have computed thermal coefficients as high as Q_{10} = 20-30 in clams, compared with Q_{10}=4.5 in cockles under similar conditions (animals experiencing variable rates of total growth). For similitude with other species of bivalves (see Sastry, 1975; Blake and Sastry, 1979), thermal influence on reproduction of cockles and clams is most probably exerted through both activating neurosecretory cycle and promoting a faster transition between phases of this cycle. Thus, sensitivity to temperature of the neurosecretory system controlling reproduction would be extremely different in both species, perhaps reflecting variable requirements relative to seasonal changes of this factor.

SIMULATING GROWTH AND REPRODUCTIVE OUTPUT

An analysis of the various levels of environmental influence on reproduction was further achieved by using precedent relationships to simulate growth and gonadal production as a function of environmental temperature and ration. For this purpose, the following steps were taken:

- Thermal effects on assimilation were established by using the relationship in Table 1, to calculate A* values in the range of 10 to 22 °C.

- Nutritional status of animals were based on assimilated rations, and incorporated as multiples of A*. The multiplying factor was termed ration (r) and introduced in the interval of 0.5 to 1.5 to cover the seasonal range of assimilation values.

Table 3 Parameters of regression equations relating rates of metabolism (R. Joules per day) of cockles *Cerastoderma edule* (100 mg dry tissue wt) and clams *Tapes decussatus* (250 mg dry tissue wt) to environmental temperature (T: °C; on logarithmic scale).

	Term	Coefficient	SE
C. edule			
	Intercept	-93 .5 2	
	Slope	116.04	27.63
	n= 17	r^2 =0.540	P=8x10^{-4}
T. decussatus			
	Intercept	-154.65	
	Slope	175.81	21.19
	n= 18	r^2 =0.891	P= 10^{-4}

- From resulting assimilations, scope for growth was calculated by substracting the appropriated values of metabolism (R) To compute these values, we have quantified the effect of seasonal variables on metabolism. A coefficient for temperature was obtained by fitting monthly data of metabolism vs. temperature with a semilogarithmic function (Table 3). The effect of nutritional

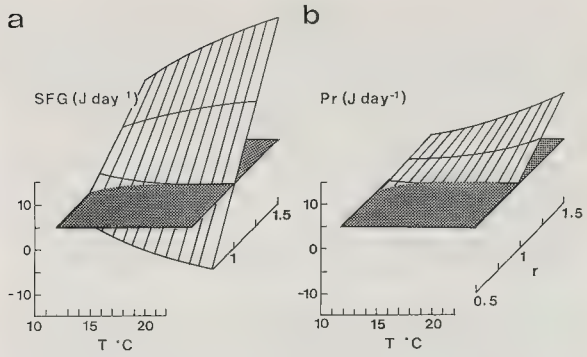


Figure 3. Scope for growth (a) and gonadal production (b) of cockles (*C. edule*) as a simultaneous function of temperature and relative food ration.

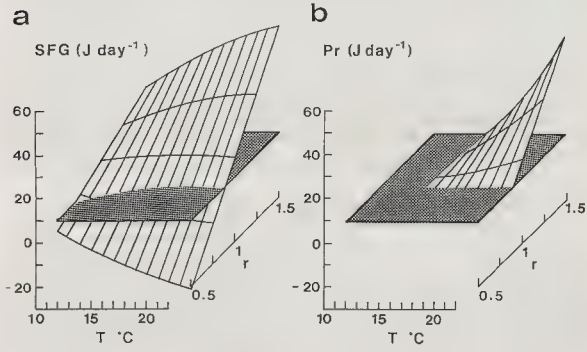


Figure 4. Scope for growth (a) and gonadal production (b) of clams (*T. decussatus*) as a simultaneous function of temperature and relative food ration.

conditions on metabolism, as another component of its seasonal variability, is difficult to evaluate in the present context, and we used an indirect approach: Widdows and Hawkins (1989), in *Mytilus edulis* and Navarro *et al.* (1994), in *Cerastoderma edule*, have determined the magnitude of metabolic increments associated with improving feeding conditions in the laboratory, to conclude that these come to represent approximately 10% of the resulting increments in assimilation. This coincidence suggests that metabolic costs of feeding and growth would keep a rather constant relationship with energy gain from food, irrespective of species; consequently, we have applied a 10% of the fraction of assimilation which, in the present simulation, was dependent on ration, to correct the above thermodependent values of metabolism.

Scope for growth (SFG), obtained as A-R, is plotted in Figures 3a and 4a as a function of r and temperature. While ration has always a positive effect on SFG, the effect of temperature is dependent on natural food availability. Relationships between SFG and temperature change, from positive at high ration levels to negative at low ration levels. The boundary line for SFG = 0 represents the various combinations of temperature and ration that are critical to growth and decribes how the maintenance ration increases asymptotically with temperature. A similar thermal dependence has been put in evidence from direct measurements of the energy budget in *Ostrea edulis* (Newell *et al.*, 1977) and *M. edulis* (Widdows, 1978), under laboratory conditions.

By substituting SFG in place of total growth (P) on models for reproduction (Table 2), the present simulation can be extended to predict the combined effect of temperature and ration on gonadal production (Fig. 3b and 4b). Interactive effects of both variables on reproductive output are evident: For example, critical conditions for the onset of gametogenesis (the line for Pr = 0) include rations that are a rising function of temperature. This situation partially reflects the complex effect of both variables on SFG, already discussed, but it also provides for a specific temperature effect which represents the main component of interespecific differences, gametogenesis of clams *T. decussatus* appearing clearly more thermodependent. Present simulation allows differentiation of both effects of temperature rendering this factor appropriate to exemplify the concept of two levels of environmental influence on reproduction previously developed. Such an approach is shown in Figure 5. Actual dependence of gonadal production, as established by this simulation, is represented by solid lines. Relationships given by broken lines correspond to a hypothetical situation where direct effects of temperature on reproduction would have been suppressed and thermal dependence is merely reflecting the influence of temperature on individual s energy budget. This was achieved by calculating SFG at different temperatures and substituting such values on models for reproduction (Table 2) while temperature is maintained constant (19 °C, in this case). Two ration levels have been plotted to illustrate lack of differences on a relative scale when nutritional conditions well above the maintenance ration are considered. Specific temperature effects is represented in Figure 5 by differences between slopes for solid and broken lines (these are given as thermal coefficients), and confirm the great differences between cockles and clams as regards thermal sensitivity of gametogenesis.

CONCLUDING REMARKS

In view of noticeable differences between cockles and clams, it might be instructive to especulate about the functional meaning underlying these contrasting reproductive behaviours. Advantages of a precocious spawning have already been considered (see Introduction), but it involves a winter gametogenesis relying on transference of resources from the somatic subsystem to fuel biosynthesis of gametes. Drawbacks of this behaviour are represented by increased risks, specially in relatively unpredictable media such as the intertidal area: the eventuality of poor nutritional conditions during the spring, by reducing larval growth and survivorship, would compromise recruitment success, at time that it might prevent recovery of adults. Such increased reproductive costs (*sensu* Calow, 1979) appear to be afforded in cockles only in circumstances when reserves accumulation has preceded gametogenesis.

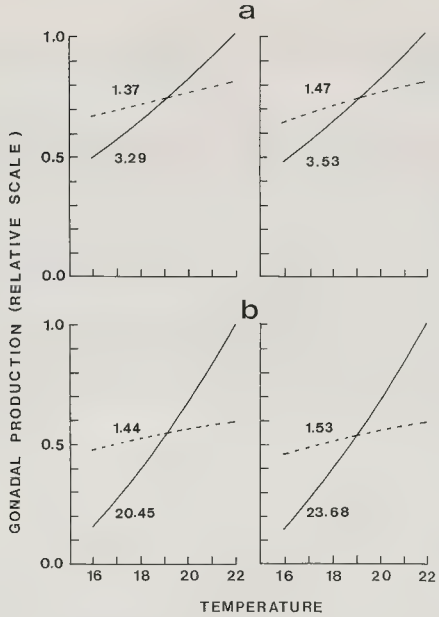


Figure 5. Conadal production as a function of temperature when full effects of temperature are considered (solid lines) and when only temperature effects on SFG are considered (broken lines) (see text for an explanation). Left column: r = 1.25. Right column: r = 1.50. a) Cockles *C. edule*; b) Clams *T. decussatus*. Thermal coefficients are indicated.

In contrast with this somehow reckless behaviour of cockles, clams exhibit a much more restraint behaviour under comparable conditions. Differentiated phases of somatic growth (spring) and reproduction (summer) would reduce risks as far as available energy is only allocated to reproduction once requirements for somatic growth compatible with full chance of adult's survivorship have been met. Under such circumstances, thermal constraints on the reproduction onset, along with strong kinetical effects of temperature on rates of gametogenesis, would appear as important elements of the clams reproductive strategy by contributing to place reproductive cycle out of the season when somatic growth mostly occurs.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to I Ibarrola and M B. Urrutia for allowing us the use of original research data concerning the clam, *Tapes decussatus* Part of the research reported in this paper was funded by CICYT (Project MAR 89-0185).

REFERENCES

Barber B J., Getchell R., Shumway S. & Schick D., 1988. Reduced fecundity in a deep-water population of the giant scallop *Placopecten magellanicus* in the Gulf of Maine, U.S A. *Marine Ecology, Progress Series* **42**: 207-212.

Bayne B L , 1975 Reproduction in bivalve molluscs under environmental stress. *In*. F.J. Vernberg (ed.), Physiological Ecology of Estuarine Organisms, pp 259-277. University of South Carolina Press, Columbia

Bayne B L., 1976. Aspects of reproduction in bivalve molluscs. *In* M Wiley (ed), Estuarine Processes, Vol I. Uses, Stresses and Adaptation to the Estuary, pp. 432- 448. Academic Press, New York.

Bayne B.L. 1984. Aspects of reproductive behaviour within species of bivalve molluscs. *In*: W Engesls *et al.* (ed.), Advances in Invertebrate Reproduction 3, pp. 357-366. Elsevier Sci. Pub., Amsterdam.

Bayne B.L., 1985. Responses to environmental stress. Tolerance, resistence and adaptation. *In* J S. Gray and M E. Christiansen (eds.), Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms, pp. 331-349. John Willey & Sons Ltd., Chichester.

Bayne B.L., Holland D.L., Moore M.N., Lowe D.W. & Widdows J., 1978. Further studies on the effects of stress in the adult on the eggs of *Mytilus edulis* *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **51**: 659-668.

Bayne B.L. & Newell R C , 1983 Physiological energetics of marine molluscs *In*. A S.M Saleudin and K.M. Wilbur (eds.), The Mollusca, Vol. 4: Physiology, Part 1, pp. 407-515. Academic Press, New York.

Bayne, B L., Salked P N & Worrall C M., 1983 Reproductive effort and value in different populations of the marine mussel, *Mytilus edulis* L. *Oecologia* **59**. 18-26

Blake N.J. & Sastry A. N , 1979 Neurosecretory regulation of oogenesis in the bay scallop, *Argopecten irradians irradians* (Lamarck). *In*: E. Naylor and R G. Hartnoll (eds.), Cyclic Phenomena in Marine Plants and Animals, pp. 181-190. Pergamon Press, Oxford.

Borrero, F J. 1987 Tidal height and gametogenesis Reproductive variation among populations of *Geukensia demissa*. *Biological Bulletin* **173**. 160-168.

Callow P. 1979. The cost of reproduction -a physiological approach. *Biological Reviews* **54**. 23-40.

DeZwaan A. & Zandee D I , 1972 Body distribution and seasonal changes in the glycogen content of the common mussel *Mytilus edulis*. *Comparative Biochemistry and Physiology* **43A**: 53-58.

Gabbott P A., 1975 Storage cycles in marine bivalves. A hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis *In*' H. Barnes (ed.), Ninth European Marine Biological Symposium, pp. 191-211. Aberdeen University Press, Aberdeen.

Gabbott P.A and B.L. Bayne, 1973 Biochemical effects of temperature and nutritive stress on *Mytilus edulis* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **53**. 269-286.

Gimazane J-P. & Lubet P., 1972. Etude expérimentale de l'action de la nutrition, de la température et de la lumière sur le cycle sexuel de *Cardium edule* L. (Mollusque Bivalve). *Bulletin de la Société Limnéenne de Normandie* **103** 137-146.

Iglesias J I P. & Navarro E , 1991. Energetics of growth and reproduction in cockles *(Cerastoderma edule)*: Seasonal and age-dependent variations. *Marine Biology* **111**: 359- 368.

Loosanoff, V.L. & Davis H C., 1952. Temperature requirements for maturation of gonads of northern oysters. *Biological Bulletin* **103**: 80-96.

Lubet P. 1981. Action de la température sur le cycle de reproduction des lamellibranches. *Bulletin de la Société Zoologique de France* **106**. 283-292.

Lubet P , Garnazane J P. & Prunus G., 1981 Etude du cycle de reproduction de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk.) (Moll. Lamellibranche) à la limite méridionale de son aire de repartition. Comparaison avec les autres secteurs de cette aire. *Haliotis* **11**: 157-170.

Lubet P. & Mann R., 1987. Les différentes modalités de la reproduction chez les mollusques bivalves. *Haliotis* 16: 181-195.

MacDonald B.A. & Thompson R.J., 1985 Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. II Reproductive output and total production. *Marine Ecology, Progress Series* 25: 295-303.

MacDonald B.A., Thompson R.J. & Bayne B.L., 1987 Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. IV. Reproductive effort, value and cost. *Oecologia* 72: 550-556.

Mathieu M & Lubet P., 1993. Storage tissue metabolism and reproduction in marine bivalves -a brief review. *Invertebrate Reproduction & Development* 23: 123-129.

Navarro E, Iglesias J I P & Larañaga A., 1989. Interannual variation in the reproductive cycle and biochemical composition of the cockle *Cerastoderma edule* from Mundaka Estuary (Biscay, North Spain). *Marine Biology* 101:503-511.

Navarro E., Iglesias J I P. & Ortega M.M, 1992 Natural sediment as a food source for the cockle *Cerastoderma edule*: the effect of variable particle concentration on feeding, digestion and the scope for growth. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 156: 69-87.

Navarro E., Iglesias J I P, Ortega M M & Larretxea X, 1994. The basis for a functional response to variable food quantity and quality in cockles *Cerastoderma edule* (Bivalvia, Cardiidae) *Physiological Zoology* 67. 468-496

Newell R.C., Johnson L.G. & Kofoed L H, 1977 Adjustment of the components of energy balance in response to temperature change in *Ostrea edulis Oecologia*, 30: 97-110.

Newell R I E., Hilbish T.J., Koehn R K & Newell C.J., 1982. Temporal variation in the reproductive cycle of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia, Mytilidae) from localities on the east coast of the United States. *Biological Bulletin* 162 299-310.

Pipe R.K., 1985. Seasonal cycles in and effects of starvation on egg development in *Mytilus edulis*. *Marine Ecology, Progress Series* 24: 121-128

Sastry A.N., 1966 Temperature effects in reproduction of the bay scallop, *Aequipecten irradians* L. *Biological Bulletin* 130. 118-134.

Sastry A.N., 1975. Physiology and ecology of reproduction in marine invertebrates *In*. F.J. Vernberg (ed.), Physiological Ecology of Estuarine Organisms, pp. 279-299. University of South Carolina Press, Columbia. Sastry A N., 1979 Pelecypoda (excluding Ostreidae) *In*. A.C. Giese and J.S. Pearse (eds), Reproduction of Marine Invertebrates, Molluscs. Pelecypods and Lesser Classes, pp. 113-292. Academic Press, New York.

Sastry A N. & Blake N J, 1971 Regulation of gonad development in the bay scallop, *Aequipecten irradians* L. *Biological Bulletin* 140: 274-283.

Thompson R J, 1984. Production, reproductive effort, reproductive value and reproductive cost in a population of the blue mussel *Mytilus edulis* from a subarctic environment *Marine Ecology, Progress Series* 16: 249-257.

Wenne R.,1985. Microgeographic differentiation of the reproductive cycle of *Macoma balthica* (L.) in the Gdansk Bay (South Baltic), and the relationship between this cycle and energy reserve changes. *Polskie Archivum Hydrobiologii* 32: 47-63 .

Widdows J., 1978 Physiological indices of stress in *Mytilus edulis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 58: 125-142.

Widdows J & Hawkins A.J.S., 1989 Partitioning of rates of heat dissipation by *Mytilus edulis* into maintenance, feeding and growth components. *Physiological Zoology* 62: 764-784.

Feeding processes in young short-neck clam *Ruditapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850) fed on living yeast : digestion and absorption

Gilles-Arnaud PORTERES[1] and Jean TARDY[1]

RESUME

Processus alimentaires chez les jeunes palourdes *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) nourries de levures vivantes: digestion et absorption

La Palourde japonaise *Ruditapes philippinarum*, a été nourrie de levures vivantes (*Saccharomyces cerevisae* FL 100) L'étude en microscopie photonique et électronique du tractus digestif et de la glande digestive montre une ingestion massive des levures, leur lyse extracellulaire et les processus d'absorption et de digestion dans les cellules digestives La dynamique de la digestion intracellulaire et de l'évolution des organites des cellules digestives sont décrites au cours et après les périodes de nourrissage.

En résumé, premièrement, *R. philippinarum* est capable d'ingérer et de digérer des levures vivantes ou plasmolysées, deuxièmement, le processus digestif est extracellulaire, l'assimilation s'effectue par pinocytose au travers de l'apex des cellules digestives et troisièmement, il ne semble exister qu'une seule lignée de cellules dans les tubules digestifs : les cellules indifférenciées donnent les cellules sécrétrices qui se transforment ensuite en cellules digestives.

ABSTRACT

Short neck clams, *Ruditapes philippinarum*, were fed on living yeasts (*Saccharomyces cerevisiae* FL 100). Photonic and TEM observations of the digestive tract and digestive gland showed massive ingestion, extracellular lysis of yeast cells and the processes of intracellular absorption and digestion in clams digestive cells. The dynamic of intracellular digestion and the evolution of organites in the digestive cells are described during and after feeding periods

To sum up, first . *Ruditapes philippinarum* is able to digest living or plasmolysed yeast , second, all the digestive process is an extracellular one : assimilation only takes place by pinocytosis through the apex of digestive cells and third, it seems to be an only cell line in the digestive tubules : colony cells give secretory cells which give digestive cells.

INTRODUCTION

In the sea, phytoplankton seem to be the main food for a suspension feeding bivalve such as the short-neck clam *Ruditapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850): the quality and quantity of this nutritional source depends on natural conditions (temperature, salinity, nutrients. .) (de Valence and Peyre, 1986). In large-scale sea-farming, especially in nurseries, constant conditions,

[1] Laboratoire de Biologie Biochimie Marines E.A 1220 - 15, rue de Vaux de Foletier, F-17026 La Rochelle cedex 01, France

especially nutritional ones, are required to get optimal growth. Different ways were proposed for that purpose : improvement of natural productivity (Rodhouse *et al.*, 1981 ; Flamion, 1983 ; Matthiessen, 1983), phytoplankton culture (Claus, 1981 ; De Pauw, 1981 ; Le Borgne, 1981), phytoplankton harvest in wastewater recycling ponds (Barnabe and Perigault, 1984) or artificial diet (Laing *et al.*, 1987), dried algae (Hidu and Ukeles, 1962 ; Chanley and Normandin, 1967 ; Masson, 1977 Lubet, 1978), atomized yeast (Loosanoff and Davies, 1963 ; Epifanio, 1979 ; Foe and Knight, 1986), dissolved composed diets (Haven, 1965 ; Castell and Trider, 1974 ; Turgeon and Haven, 1978 ; Trider and Castell, 1980 ; Nell and Wisely, 1983 et 1984 ; Haven, 1985) or encapsulated diets (Gabott *et al.*, 1975 ; Langdon and Siegfried, 1984).

We experimented the case of industrial atomized yeast (plasmolysed yeast without cell wall). It was observed that a yeast supply to the rearing water could lead to an improved growth of juvenile short-neck clams during a winter culture (Porteres, 1986 ; 1987). Nevertheless, a supply of inert organic matter to the rearing system could be a source of deterioration in water quality. Therefore, we considered the use of living yeast as a supplementary food.

Yeast cells have the same characteristics of size and gross chemical composition as phytoplanktonic cells and are fitted to the filtration requirements of clams.

Two problems could arise from the utilization of living yeast : their survival in salt water, and the digestibility of the cell wall (which is suppressed in the previously tested industrial yeast).

As did Bellinger and Larmer(1986), we observed that yeast remains alive in a salted medium such as seawater. But, it was not obvious that short neck clams had the required digestive and enzymatic equipment to break down the mannan-glycan double cell-wall covering the living *Saccharomyces cerevisiae*. The current studies on the digestive capacities of this species do not produce evidence of this point (Donval-Hily, 1984 ; Onishi *et al.*, 1985).

In experiments similar to those reported here, we used living yeast, labelled with 3H Leucin. By scintillography counting, we could elicit the filtration, the ingestion, the digestion and the assimilation of a part of this diet. (Porteres, 1988).

In this paper, histological observations on the whole digestive tract and cytological observations on the digestive gland during feeding cycle allowed us to study the mechanisms of ingestion, digestion and assimilation of these non-labelled yeast cells alive.

The time for ingestion-digestion-excretion, the digestive capacities, the enzymatic equipment, the histology and cytology of the digestive gland of Bivalves have already been studied (review by Morton, 1983 ; Lebesnerais, 1985 ; Boucaud-Camou *et al.*, 1985; Judd, 1987) and specially *Ruditapes philippinarum* (Donval-Hily, 1984) and *Ruditapes decussatus* (Joly, 1982 ; Henry, 1987) with a phytoplanktonic or a bacterial diet. However, no study of such a potential food in nursery rearing has been carried out so far.

MATERIALS AND METHODS

Biological material.

Yeast preparation

Yeast strain, *Saccharomyces cerevisiae* FL 100, was grown at 30°C in the following medium : 1 % yeast extract, 2 % peptone, 2 % glucose.

The yeast was sampled during the exponential growth step after 3-4 hours, as optical density at 750 nm was still less than a 0.1 value, then rinsed with distilled water and freezedried.

Half an hour before experiment, yeast were resuspended in filtered sea-water. An amount of 30 $mg.l^{-1}$ was used irrespective of the feeding times, during the experiment.

The clams

In order to empty their digestive tracts, T5 young clams (average length 7.5 mm) were starved for 72 hours in filtered sea-water (0.22 µm) which was changed every day. Then, the clams were put on a suspended sieve, in a 2 litres jar filled with filtered sea-water (30 ‰, 20°± 0.1°C).

The oxygenation of medium was provided by bubbling and the yeast were maintained in suspension by means of a magnetic stirrer (Fig. 1).

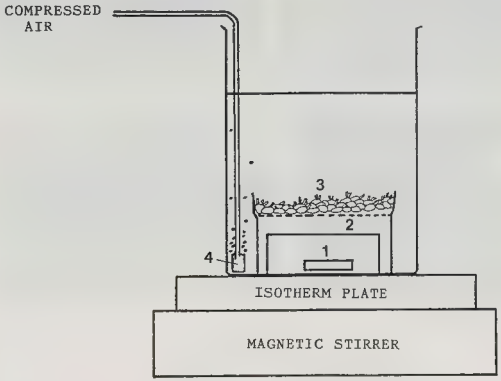


Figure 1. Experimental setting. 1: magnetic piece; 2: 1000 µm sieve; 3: clams; 4: bubbling device.

Experimental procedure

Histological study

Yeast suspension was given to clams during short periods either a quarter of an hour or an hour. The clams which had shown a continuous filtration activity were then transfered to small vessels with 250 ml of 0.2 µm filtered and oxygenated sea-water. Three animals were sampled and fixed immediately after the feeding period and after 1, 2, 8, 12, 24, 48 and 96 hours of starvation. The water was changed at each sampling time.

Cytological study (TEM)

In a first experiment, the clams were fed continuously for 7 hours and sampled after half an hour, l, 2, 5 and 7 hours. This allowed us to observe and to follow the digestion of yeast and the absorption as well as the cytological processes in the digestive cells.

A second experiment was carried out with the same procedure as the one used for the histological study, but the observation time was limited to 24 hours. The absorption and evolution of digestive cells were described in the case of a short feeding time followed by starvation.

Histological techniques

After 48 hours of fixation (Halmi mix and TCA 10 %), the samples were deshydrated with ethyl alcohol then embedded in paraplast. Frontal and transversal sections of 5 µm were obtained and stained with Fast Red-Heidenhain Blue or with one step Trichrome (Martoja and Martoja, 1967).

T.E.M. techniques

The clams were dissected in the fixating mixture (glutaraldehyde 4 %, sodium chlorid 7 %, cacodylate buffer 0.4 M in the proportion of 2.1.1.). The fragments of the digestive gland were maintained in it for 20 minutes at room temperature.

Samples were rinsed several times in a 50/50 mixture of sodium chloride 4 % and sodium cacodylate buffer 0.4 M, then post-fixed for an hour in the following mixture : osmic acid 2%, sodium chlorid 10 % and sodium cacodylate buffer 0.4 M in respective proportion of 2.1.1.

After a progressive ethanolic deshydration, then a one hour substitution in a 1/1 mixture of E.R.L. resine and absolute alcohol, the pieces were impregnated for 12 hours in ERL resine (mixture ERL 4206-4, 10 g ; NSA, 26 g ; DER grade 736, 6 g ; Activator 51, 0.42 ml).

After inclusion in mould, polymerisation was complete after three days at 60°C.

Semi-thin slices were stained with Toluidine blue. Thin slices (60 and 90 µm) were contrasted according to Reynold's method (1963) . one minute in uranyl acetate in obscurity, rinsing with distilled water, then 10 minutes in lead citrate.

RESULTS

Study of digestive transit by photonic microscopy

Yeast filled the entire digestive tract very quickly : after only a quarter of an hour, at 20°C, the lumens of the different parts of the digestive tract including the rectum were full (Figs. 2, 3 and 4).

Most of the ingested yeast, observed in gut and rectum, after a quarter of an hour feeding, were intact and seemed to have escaped any digestion (Fig. 3).

Fixed animals after 1, 2 or 4 hours of starvation showed such intact yeast cells in the different parts of the digestive tract including the rectum.

After eight hours of starvation, intact yeast cells were only observed in the terminal part of the digestive tract, posterior intestine and rectum.

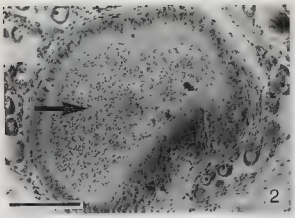
At last, after 12 hours and consequently after 24, 48 or 96 hours of starvation, no yeast cell could be seen in the lumen of any part of the gut. Only cellular residues and mucuous secretions were observed.

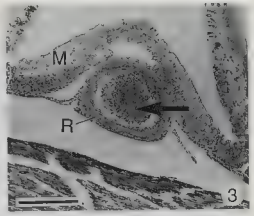
In the case of a one-hour feeding time, yeast cells were still present in the digestive tract after eight hours of starvation, especially in tubular stomach, digestive conducts and posterior intestine. After twelve hours of starvation, no remaining yeast was observed.

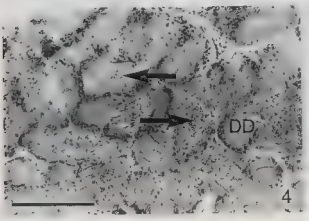
At a temperature of 20°C and after a short feeding period (a quarter of an hour or an hour), the yeast food seemed to have been entirely evacuated from the digestive tract after eight to twelve hours, whether digestion had occured or not.

Study of yeast digestion by TEM

We observed on histological preparations that intact yeast could reach the conducts of the digestive gland. Thus, we confined our observations to these structures. In those conditions, if yeast digestion actually took place, we could expect to find all degradation steps, which was verified.







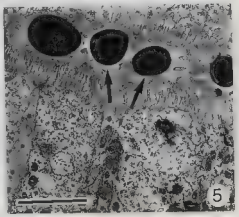


Figure 2. Posterior part of the intestine. Arrow . yeast cells. (Scale : 100 µm).
Figure 3. Rectum. M, mantle; R, rectum; arrow : yeast cells (Scale : 100 µm).
Figure 4. Primary and secondary conducts in the digestive gland. DD, digestive tubules; arrow : yeast cells (scale : 100 µm).
Figure 5. Yeast cells (arrow) in a secondary conduct of the digestive gland (scale : 5 µm).

From half an hour to seven hours of continuous feeding, yeast cells could be observed, near the brush borders and flagellae of the epithelial cells conducts in a heterogenous hydrolysat (Fig. 5).

The cytoplasm of yeast cells was dense and heterogeneous. It contained an important vacuole and a heterogeneous nucleus. The intact cells had a trilamellar wall with a dense external layer, a clearer and thicker intermediate layer and a denser internal one, close to the cytoplasmic membrane.

Budding scars may interrupt the yeast cell wall (Fig. 6); on either side of the scar, the mother-cell wall thickened into a bottleneck-shape bulge around the cork-like new-formed wall. The external layer showed a clear discontinuity between the two parts of the scars ; the regular shape of the wall was broken and the structure was both clearer and thinner.

The intermediate layer was thickened and very clear. The natural layer did not show any gaps and a part of the cytoplasm slightly poured through the 'bottle-neck'.

After the separation of the dividing cells, the mother-cell wall often showed an open non-thickened section under which the new cell wall develops. Thus the side of the thick intermediate layer was in contact with the digestive enzymes of the clam. In other cases, the layers seemed to be roughly continuous, but did not seem to have the same compactness : their annular zones seemed to be weakened.

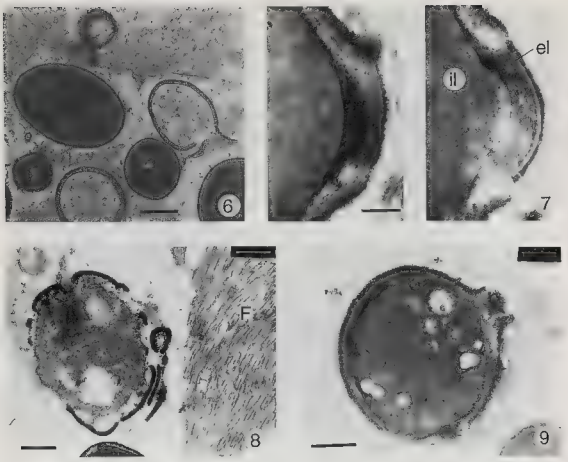
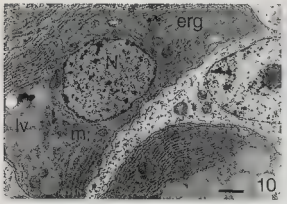


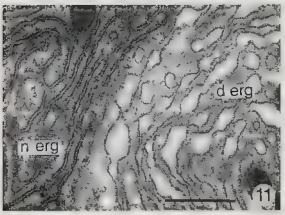
Figure 6. Intact and lysing yeast cells with cell-wall ghosts in the lumen of a digestive gland conduct (Scale : 2 µm).
Figure 7. Lysing steps on a budding scar of a yeast cell-wall in the lumen of a digestive gland. el, external layer; il, internal layer (Scale : 1 µm).
Figure 8. Lysing yeast cell in a digestive gland conduct. F, flagellae of the epithelial cells (Scale : 1 µm).
Figure 9. Lysing yeast cell in a digestive gland conduct and liberation of the cell content (Scale : 1 µm)

Throughout the different feeding times, we observed that lysis took place preferably in the areas of the intermediate layer which seemed to be more sensitive to the enzymatic attack than the intact external layer. These processes account for the further step of progressive destruction : the cell-wall, then the cytoplasm gets thinner and disorganized (Figs. 7, 8, 9). The hyaloplasm becomes homogeneous. The inner organites were not clearly observed. The hydrolysat was released in the lumen of the digestive tubules (Fig 8). After the cells had emptied, cell-wall ghosts remained but were themselves destroyed.

Evolution of digestive tubules cells during and after the feeding period

In spite of numerous description of the basophil and digestive cells organisation, especially for *Ruditapes philippinarum* (Donval-Hily, 1984 ; Henry, 1987), we have to describe again some cell ultrastructures to explain our personal observations.





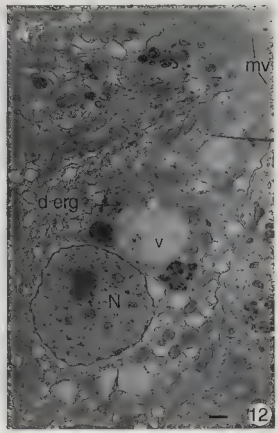


Figure 10. Basophil cells in the digestive gland. erg, ergastoplam, lv, lipidic vesicle; m, mitochondria; N, nucleus (scale : 1 µm).
Figure 11. Adjacent basophil cells with normal and distended ergastoplasm in a digestive gland. d erg, distended ergastoplasm; n erg, normal ergastoplam (Scale : 1 µm).
Figure 12. Evoluting basophil cell in the digestive gland : d.erg, distended ergastoplasm ; mv, microvilli ; N, nucleus; v, vacuole (Scale : 1 µm).

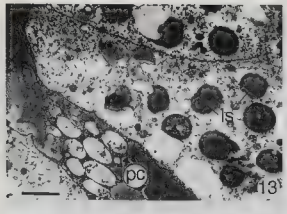
Basophil cells

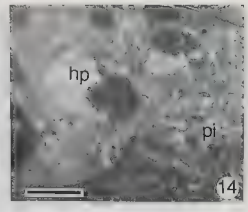
Basophil cells seemed to have a cycle of evolution which is described here after : it proved independent of the stages of digestive transport, after the prelimining starvation period, during or after the feeding period.

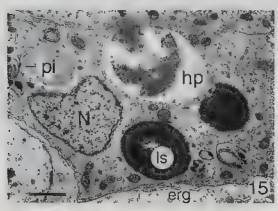
Functional basophil cell is characterized by a very dense ergastoplasm, filling all the cytoplasm (Fig. 10) Ergastoplasmic saccules and vesicles are arranged in very close rows. Golgi saccules are pretty flattened and do not contain any electron-dense secretions. Lipid vacuoles are more or less abundant in the basal part of cells. The thin space between the saccules where the ribosomes are concentrated is very electron-dense and contrasts with the clear content of the sausage-like saccules : the cell shows alternate clear and dark zones.

The evolution of basophil cells was mainly characterized by a progressive disorganization of the ergastoplasmic network (figs 11, 12).

The ergastoplasm gradually inflated and formed a network of clear 'sausages' or alveoles which filled the whole cell, without preferential orientation. Some of them were concentrically arranged The initial aspect of the cell was thus more contrasted because the space containing the concentrated ribosomes was reduced due to increasing volume of the saccules.Two adjacent cells may have a very different aspect (Fig. 11). The ergastoplasm splitted up subsequently into many







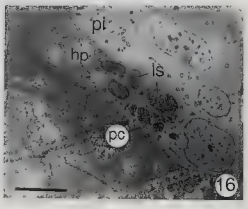


Figure 13. Digestive vacuole in a digestive cell of a 72 hours starved *R. philippinarum*. ls, secondary lysosomes ; pc, picnotic cell (Scale : 5 µm).
Figure 14. Apex of a digestive cell after a feeding period. hp, heterophagosome ; pi, pinocytosis vesicles (Scale : 1 µm).
Figure 15. Vacuoles and Golgi secretions in a digestive cell after a feeding period hp, heterophagosome , Ls, secondary lysosomes ; N, nucleus ; pi, pinocytosis vesicles (Scale : 2 µm).
Figure 16. Intracellular digestion in a digestive cell. hp, heterophagosome ; ls , secondary lysosomes, N, nucleus ; pc, picnotic cell ; pi, pinocytosis vesicles (Scale : 10 µm).

variable-sized spheres. The hyaloplasm got more homogeneous after this dispatching stage. In the apical and median parts of the cell, the vacuoles looked nevertheless more voluminous (Fig. 12). A few ergastoplasms were scattered along the lateral cell walls.

Digestive cells before yeast feeding period

No pynocytosis process was observed between the microvilli of clams which had been starved for 72 hours.

Most of the digestive vacuoles in the cytoplasm had an homogeneous and dense content and were located in the apical and median parts of cells (Fig 13). They were considered as secondary lysosomes since many dictyosomes could be observed near them, with an intense production of dense secretions, which were transported into small vacuoles, the primary lysosomes, which joined in turn the digestive vacuoles and poured their content as in Fig. 5. Material transfer was observed between these secondary lysosomes and homogeneous vesicles, maybe lipidic reserves.

We often noticed the presence of picnotic lysing cells, whose very dense cytoplasm showed no separation from the lumen of tubules (Fig. 16).

Histophysiologic evolution of digestive cells during continuous feeding

Soon after first half an hour of food intake, a lot of pinocytosis vesicles appeared at the basis of microvilli (Fig. 14). Networks of deep invaginations were often observed. Those vesicles gathered or joined bigger vacuoles, the heterophagosomes They showed a very variable size and a very clear content with clusters of dense granular material coming from pinocytosis vesicles (Fig. 15).

The more important the accumulation of exogenous material was, the more basal the location of these vacuoles in the digestive cells (Fig. 16). They evolved then into heterolysosomes (secondary lysosomes containing exogen material)after pouring of the content of primary lysosomes which were produced in large numbers from the nearby dictyosomes (Fig. 15). After this fusion, the vacuoles had a very dense content and could not be distinguished from the secondary lysosomes observed in starved animals (Fig. 13).

The concentration of mitochondria just above the nucleus and along the lateral membranes accounted for the intense synthesis activity near the dictyosomes and the junction points between primary and secondary lysosomes.

A certain topographic and structural continuity was observed from the apex to the supranuclear median part of the digestive cells : material intake, formation of heterophagosomes, intracellular hydrolysis lysosomes (Fig. 16).

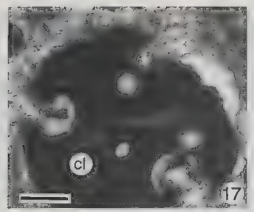
After one hour of yeast feeding, the above mentioned processes were observed : heterophagosome formation from absorbed material via pinocytosis, intracellular digestion in secondary lysosomes through fusion with primary lysosomes.

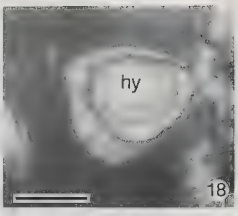
After 3, 5 or 7 hours of continuous yeast feeding, the general morphology of digestive cells remained the same. Transfer of material between vacuoles and storage vesicles was observed as in cells of starved animals. These were a lot of secondary lysosomes and several of them showed important invaginations in which cytoplasm portions were drawn and vacuolized (figs 17, 18). These observations correspond probably to an autophagic process, where cytoplasm portions are isolated for the recycling and turn-over of metabolites. In this process, the content of secondary lysosomes became more heterogeneous and their initial regular egg-shape was sharply upset. Normal evolution led them to the gradual formation of typical residual bodies, with an accumulation of membrane fragments similar to a stack of fingerprints (Fig. 18). The vacuoles of other residual bodies contained tubular and/or acicular material (Fig. 19).

Finally, macrovacuoles were formed by the fusion of residual bodies and contained the same material in a more filamentous and less electron-dense form. Their localization in cells was more apical and they seemed to be evacuated in the lumens of tubules

Histophysiologic evolution of digestive cells during starvation following a short feeding period

After one hour of starvation, the pinocytosis activity was still important. The filling of heterophagosomes was going on as well as all the processes of intracellular digestion, especially the formation of primary lysosomes, their fusion with digestive vacuoles and the formation of secondary lysosomes.





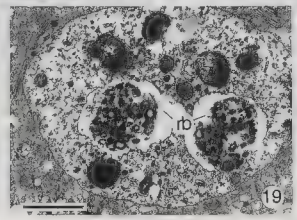


Figure 17. Formation of cytolysosomes (cl) in a digestive cell by invagination of parts of the hyaloplasm in a secondary lysosome (Scale : 0.5 μm).
Figure 18. Membranar layers in a cytolysosome of a digestive cell after successive invaginations of parts of hyaloplasm (hy) (Scale : 0.25 μm).
Figure 19. Residual body (rb) in a apex of a digestive cell after a feeding period (Scale : 2 μm)

The transfer of material to lipidic vesicles was observed too. There were several residual bodies in digestive cells.

No significant difference in the intracellular activity was observed after two hours of starvation.

After five hours, the cytological morphology of digestive cells had not changed very much, except for the presence of macrovacuoles, which were missing at the preceding stage. They were observed near the cellular apex. There was a great number of residual bodies.

After 24 hours, the absence of endocytosis was the most remarkable modification. But the overall activity of intracellular digestion remainted unchanged. The residual bodies were still numerous.

DISCUSSION

Digestive transit

It is clear that yeast is ingested by the clams; therefore, yeast cells fit with the size, shape and perhaps flavour requirements of clams . all the compartments of the digestive tract are quickly filled with yeast, a large part of which goes through without damage. It is a well-known

phenomenon in Bivalve larvae (Lucas and Rangel, 1981 ; His and Robert, 1987) as well as in adults (Lebesnerais, 1985). These animals do not digest all the ingested food, especially when they are fed after a starvation period. Nevertheless, from 1 to 8 hours after feeding has been stopped, intact yeasts can be seen, especially in the hindgut. Thus, when feeding is stopped, we observed that the transit of particles is considerably slackened compared with what can be observed in animals fed continously.

This fact was pointed out by several authors who put forward two possible explanations :

(1) The moving of ingested material is slowed down by mucous epithelial secretions coating food particles (Joly, 1982).

(2) On the other hand, the rhythm of the food treatment is affected by the interruption of feeding or its reduction. So, under-fed mussels showed an increase of the residing period of the food in the digestive tract and, as a result, an increase of the intake of nutritive material (Hawking and Bayne, 1984 ; Bayne *et al.*, 1984).

If we now consider the references dealing with the times of food transit in the Veneridae, we can see that the digestive tract of the Japanese clam *R. philippinarum* fed at 18°C with *Dunaliella tertiolecta* is full within 30 minutes, (Donval-Hily, 1984) and that for *Ruditapes decussatus* at 17°C, the bacteria *Escherichia coli* travels through the outlined intestine within 30 minutes and the rectum within one hour (Joly, 1982).

The filling up of the digestive tract seems to be faster with yeast than with bacteria or planktonic algae, but our warmer experimental conditions are likely to be the main cause of this fact. In our experiments, the cytological study showed that the ingested excess of food was eliminated after 8 to 12 hours of starvation (for a feeding time of 1/4 and 1 hour). This is in accordance with the results obtained by one of us (Porteres, 1991) with labelled-leucin yeast where all the rejected labelled particles were found in the experimental rearing tank 8 to 12 hours after starvation had begun, whereas the rejection of dissolved material was effective between 24 to 48 hours after respectively 1/4 of hour and 1 hour of feeding.

Our results with yeast are very close to those obtained by Donval-Hily (1984) on *R. philippinarum* with phytoplankton : the latter found 3 to 8 hours for undigested particules and 12-24 hours for digestive waste at 18°C.

According to Joly (1982), the rejection of undigested bacteria takes 3 hours, and 15 hours for digestive waste in *R. decussatus*.

Digestibility of yeast cell

Since no yeast lysis was observed after one to seven hours of suspension in seawater, we could therefore deduce that yeast breakdown observed in the digestive tract of clams was the clear result of enzymatic processes, which had probably begun in the stomach and seemed to continue in the conducts of the digestive gland.

Our observations definitely showed that the yeast cells used in those experiments (*Saccharomyces cerevisiae* FL 100) were digested in the digestive tract of short-neck clams. The lysis of those microorganisms was clearly observed in the conducts of the digestive gland.

The enzymatic extracellular digestion seemed to be very quick, as the destruction of cells was observed only half an hour after feeding. It took place at first on some privileged zones of the cell-wall, the budding scars described by Matile *et al.* (1969). This author explained that after the division of a yeast cell, the budding scar differs from the rest of the cell-wall in chemical and physical composition.

Once this digestion process has begun, all the constituents of the yeast cell were lysed and thus contributed to the nutrition of the clam.

The cellular division of *Saccharomyces cerevisiae* requires the production of an enzymatic equipment including a specific enzyme, a phosphomannanase which hydrolysed the external layer of phosphomannan residues (mannose linked by α-1-6 main bonds and by (α-1-2 and (α-1-3 side bonds (Matile *et al.*, 1969). Proteases such as chimotrypsine, trypsine or papaïne according to this author or β-1-3 glucanases according to Usui and Ogushi (1986) are then required to lyse the underlying layers of glycoproteins and glucans (glucose residues linked by β-1-6 main bonds and β-1-3 side bonds).

These enzymes are not likely to be present simultaneously in the digestive tract of animals, especially phosphomannanase : in Mammals, such as calves, the yeast digestion is achieved by microorganisms in the small gut (Gaillard and Van Weerden, 1976), several 'lytic systems' have been isolated from bacteria (Hünter and Asenjo, 1987).

We have to point out that zymoliase (β-glucanase extracted from the digestive juice of snails) is utilized to make yeast protoplasms. The efficency of this enzyme is only observed on yeast during the exponential growth phase, i.e. when yeast cells are budding and dividing (Karst, pers. com.).

In *R. philippinarum*, the same processes probably take place in the stomach and then continue in the primary ducts of the digestive gland.

Much research has been carried out providing informations about the enzymatic equipment of bivalves but the question is : what enzymes are required for the lysis of the yeast cell-wall ?

In *R philippinarum*, Donval-Hily (1984) accurately located the digestive activities in the stomach, the crystalline style and the digestive glands ducts : amylase, lipase, and protease. But this last enzyme, which could partially be involved in the yeast lysis, was detected only twelve hours after a meal.In our observations, the yeast digestion occurs only half an hour after the feeding period.

Onishi *et al* (1985) measured enzymatic activities in the whole digestive system of *R. philippinarum*, especially endo β-1-3 glucanase which can hydrolyse glucose polymers, but the locations of these enzymes in the digestive tract remained unknown (lumen, crystalline style or epithelium).

Extracellular α and β glucanases were detected in the crystalline style of oysters *Crassostrea virginica* (Mayasich and Smucker, 1986) and *C gigas* (Lebesnerais, 1985) and other bivalves (Morton, 1983).

According to Owen (1974) and Reid (1978) extracellular proteases activities are weak, because the digestion of proteins is mainly intracellular. Reid and Rauchert (1970) and Gabott *et al.* (1975) found trypsin -and chymotrypsin- as enzymes in the gastric juice.

In our experiments, the use of yeast in an exponential growth stage allowed us to feed clams on yeast cells which were more easily attacked by the enzymatic pool of this bivalve. The transfer of yeast from the culture medium to salt water after several rinses did not bring about any mortality among the yeast cells.

Many intact yeast cells were observed in the lumen of the digestive tract. They were evacuated in large numbers out of the rectum. Only a small part of the ingested food was digested and utilized in our experimental conditions. These results may account for the weak assimilation rate previously calculated in another experiment (29 % ; Porteres, 1988).

Saccharomyces cerevisiae mutants whose cell wall is more sentitive to enzymatic lysis were recently isolated (Metha and Gregory, 1981 ; Nakajima *et al.*, 1988). The utilization of such clones could improve the assimilation rate of yeast by clams.

Intracellular digestion in the digestive tubules

No phagocytosis of whole yeast cells or particular elements was observed on the apex of the digestive cells. Moreover, yeast cells reached exceptionnally the digestive tubules. Only the hydrolysat from the extracellular digestion was absorbed via pinocytosis in the digestive cells.

This is in accordance with the observations of Donval-Hily (1984) in *Ruditapes philippinarum*, Henry (1987) in *Ruditapes decussatus*, Lebesnerais, (1985) in *Crassostrea gigas* or Pal (1972) in *Mya arenaria*. In all these examples, the molluscs were fed on phytoplankton.

In the digestive cells, pinocytosis vesicles poured their content in vacuoles generally referred to as heterophagosomes (Pal, 1972 ; Boucaud Camou and Yim, 1980 ; Hily, 1983 ; Donval-Hily, 1984 ; Ballan-Dufrançais *et al.*, 1985 ; Lebesnerais, 1985; Pipe and Moore, 1985 and 1986). Henry (1987) called them clear vacuoles. The formation and the growth of these vacuoles seemed to result from the fusion of different pinocytosis vesicles. Their content was seen to become more electron-dense from the apical to the median part of the cell where primary lysosomes poured in their dense content (secretion grains). The resulting secondary lysosomes corresponded to the p2 type vacuoles of Owen (1970), the heterolysomes described by Donval-Hily (1984) and Lebesnerais (1985), the phagolysosomes of Theret *et al.* (1985) and the heterogen grains of Henry (1987). The intracellular digestion of absorbed nutrients was seen to occur in these vacuoles which may then look like the secondary lysosomes we often observed in starved animals. Boucaud-Camou and Yim (1980) described morphologically similar vacuoles in the digestive cells of squids. According to these authors the so-called dense 'boules' could lead either to the formation of residual bodies or to the storage of digestive enzymes which were then ejected out of the cell after fragmentation and exocytosis. The latter process was never observed in our experiment, whereas the evolution of secondary lysosomes to residual bodies was more clearly demonstrated.

The residual bodies (p4 type of Owen, 1970) are considered as a final stage in the digestion process. We observed them in different forms . they were either very heterogeneous, with cellular fragments, mainly granular ones, or multilamellar after successive cytoplasmic invaginations (cytolysosomes). These forms had already been observed by Boucaud-Camou and Yim (1980) and Donval-Hily (1984). According to Theret *et al.* (1985) they contain glycolipid chains which cannot be resorbed

The fusion of residual bodies led to the formation of macrovacuoles. Their apical location, which deforms the cellular apex, could lead to their ejection in the lumen of the tubules, as observed by Donval-Hily (1984).

According to Henry (1987), the ejection of a whole part of the cellular apex, containing hyaloplasm, mitochondria and vacuoles could lead at the same time to the evacuation of digestion waste products and to a liberation of extracellular digestive enzymes. These processes were observed by this author when clams began to feed after a starvation period.

A cellular dynamics was observed from the formation of pinocytosis vesicles : accumulation heterophagosomes, digestion in the evolution into residual bodies and macrovacuoles from the formation of nutrients in the secondary lysosomes, finally excretion of the digestive cells showed nevertheless a certain homogeneity in structure and activity throughout the experiment, before, during and after a feeding period with yeast. Most of the cellular organites, which are specific to a digestive cell, were observed throughout the experiment : heterophagosomes, secondary lysosomes or heterolysosomes, residual bodies, synthetizing dictyosomes, primary lysosomes, storage vesicles. These observations agree with those of Donval-Hily (1984).

However, two adjacent digestive cells may have different structures, probably depending on their own evolution stage, as described by Henry (1987) in her study of differentiation stages from young cells.

All the above observations led us to describe a model of intracellular evolution summarized in Figure 20. This evolution is due to a temporary presence of yeast digestion products in the digestive tract.

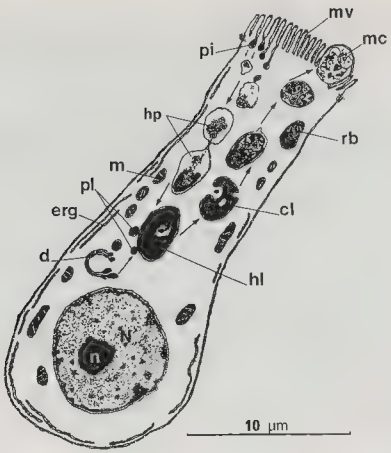


Figure 20. Dynamics of intracellular digestion in a *R. philippinarum* digestive cell (Schematic view) : cl, cytolysosomes ; d, dictyosomes , erg, ergatoplasm, hp, heterophagosomes; hl, secondary lysosomes (heterolysosomes); m, mitochondria; mc, macrovacuoles ; mv, microvilli ; N, nucleus ; n : nucleolus ; pi, pinocytosis vesicle.

The different stages of the intracellular digestion need now a dynamic study. The utilization of labelled yeast and the observation of autoradiographic sections are required to follow the pathways of labelled nutrients.

In our observations, we referred to an evolution of basophil cells which seemed to bear no relation to the experimental digestive cycle. Henry (1987) described the basophil cell evolution in *R. decussatus*. The ergastoplasm was fragmented into small inflated cisterns ; the perinuclear space was dilated ; the mitochondria swelled and near the basophil cells, there were small colony cells whose nucleoplasmatic rate was high. Those observations among others led this author to consider the existence of two distinct cellular lines, one developping in secretion cells, the other in digestive cells, each via a specific flagellate step.

Most of our observations were in good agreement with those of Henry. If some of our views seemed to show picnotic basophil cells, others could be considered as direct transition stages from secretory cells to digestive cells. We actually observed all the steps of inflation, vacuolization, then rarefaction of the initial typical ergastoplasm. The location of these organites was confined to

the basal and lateral parts of digestive-like cells, whose nucleus and mitochondria did not show any unusual structures.

On the other hand, we never observed any transition stage between colony-cells and active digestive cells. Moreover, none of these primitive cells was seen near the differentiated digestive cells. Henry (1987) described the secretory cells as 'mainly localized in crypts on each side of flagellate cell'. In that case, we could not explain how the digestive cells could differenciate from these flagellate cells from which they are separated by secretory cells.

To sum up, the absence of colony-cells close to the digestive cells and the absence of transition stages between colony-cells and digestive cells on the one hand, the likelihood that there is such a transition between secretory and digestive cells on the other hand, led us to consider the existence of only one cell line in the digestive tubules. The transition steps might be the following : colony-cells → secretory cells → digestive cells. Further investigation with labelled precursors among other methods are now required to confirm or invalidate this hypothesis.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors wish to thank Mrs Henry for helpful discussions, Pr. Karst for providing yeast strains, Mrs M. Bordes for the histological preparations, Mrs C Besse and the Department of Electronic Microscopy of University of Poitiers for technical assistance, Mr Marienfeldt for english correction, Mrs C. Huau for typewriting, Mr S. Gofas for helpful general assistance

REFERENCES

Ballan-Dufrançais C., Jeantet A Y., Feghali C. & Halpern S., 1985. Physiological features of heavy metal storage in bivalve digestive cells and amoebocytes: EPMA and factor analysis of correspondences. *Biologie Cellulaire* **53** : 283-292

Barnabé G. & Pericault C., 1984. Collecte et utilisation du phytoplancton produit dans les étangs de lagunage de Mèze : Données préliminaires. *In G I S. Aquaculture, Journées d'études Montpellier*, 13-14 avril 1983, **1** : 161-175.

Bayne B L., Klump D.W. & Clarke K L , 1984. Aspect of feeding including estimates of gut residence time in three mytilid species (Bivalvia, Mollusca) at two contrasting sites in the Cape Peninsula, South Africa *Oecologia* **64** : 6-33.

Bellinger Y. & Larmer F., 1986. Comparaison de la croissance de deux levures *Hansenula euromala* et *Saccharomyces cerevisiae* en milieu salin avec ou sans préadaptation à la salinité. *Comptes- Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* **302**, III, (8) : 313-318

Boucaud-Camou E. & Yim M., 1980. Fine structure of the digestive cells of *Sepia officinalis* (Mollusca, Cephalopoda). *Journal of Zoology* **191** : 810 -105.

Boucaud-Camou E., Lebesnerais C , Lubet P. & Lihrmann, 1985. Dynamique et enzymologie de la digestion chez l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Bases Biologiques de l'Aquaculture*, Colloque IFREMER, **1** : 75-96.

Chanley P. & Normandin R F., 1967. Use of artificial foods for larvae of the hard clam, *Mercenaria mercenaria L. Proceedings of the National Shellfisheries Association* **57** : 31-37.

Castell J B & Trider D.J., 1974 Preliminary feeding trials using artificial diets to study the nutritional requirements of oysters (*Crassostrea virginica*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **31** : 95-99

Claus C., 1981 Trends in nursery rearing of bivalve molluscs. *In* Nursery culturing of bivalve molluscs (G. Persoone & E. Jaspers eds), Universa Press, Wetteren, Belgium, EMS publication, **7** : 1-34.

De Pauw N., 1981. Use and production of microalgae food for nursery bivalves. *In:* Nursery culturing of bivalve molluscs (G. Persoone & E Jaspers eds), Universa Press, Wetteren, Belgium, EMS publication, **7** : 35-69.

Donval-Hily A , 1984 Etude ultrastructurale et histoenzymologique de l'appareil digestif chez la juvénile de *Ruditapes philippinarum. Thèse de Doctorat*, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 110 pp.

Epifanio C.E., 1979. Comparison of yeast and algal diets for bivalve molluscs. *Aquaculture* **16**: 187-192.

Flamion G., 1983 Accroissement de la production phytoplanctonique par des amendements minéraux dans une nurserie de mollusques. *Rapport. de D.E.A.*, Université de Rennes, 32 pp.

Foe C. & Knight A., 1986. Growth of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) fed artificial and algal diets *Hydrobiologia* **133** : 155-164.

Gabott P.A., Jones D.A. & Nichols D.H., 1975. Studies on the design acceptabilty of mi-croencapsulated diet for marine feeders bivalve molluscs. *In 10th. Europ. Symp. Marine Biology, Ostende, Belgium,* 17-23 sept. (G. Persoone & E. Jaspers eds.), Universa Press, Wetteren, Belgium, **1** : 127-141.

Gaillard B.D.E. & van Weerden E.J., 1976. The digestion of yeast cell wall polysaccharides in veal calves. *British Journal of Nutrition* **36** : 471-478.

Haven D. S., 1965. Supplemental feeding of oysters with starch. *Chesapeake Science* **6** (1) : 43-51.

Hawkins A. J. S. & Bayne B.L., 1984 Seasonal variation in the balance between physiological mechanisms of feeding and digestion on *Mytilus edulis* (Biv. Mollusca). *Marine Biology* **82** : 233-240.

Henry M. 1987., Glande digestive de la palourde méditerrannéenne *Ruditapes decussatus* L. Recherches ultrastructurales, cytochimiques, écophysiologiques et écotoxicologiques. *Vie marine*, Hors-série n° 9, 439 pp.

Hidu H. & Ukeles R., 1962. Dried unicellular algae as food for larvae of the hard shell clam, *Mercenaria mercenaria. Proceedings of the National Shellfisheries Association* **53** : 85-101.

Hily A., 1983. Remarques sur l'ultrastructure de la glande digestive chez des juvéniles de *Ruditapes philippinarum. Journal of Molluscan Studies* **12** : 51-59.

His E. & Robert R , 1987. Croissance des larves de *Crassostrea gigas* et de *Mytilus galloprovincialis* en présence d'algues monocellulaires isolées du tractus digestif des véligères du milieu naturel. *Haliotis* **16** . 383-391.

Hunter J.B. & Asenjo J.A., 1987. A structured mechanistic mode of the kinetics of enzymatic lysis and disruption of yeast-cells. *Biotechnology Bioeneneering* **31** : 929-943.

Joly J.P., 1982. Contribution à la biologie de la palourde *Ruditapes decussatus. Thèse Doctorat*, Université Paris VI, 126 pp

Judd W , 1987. Crystalline style proteins from bivalve molluscs *Comparative Biochemistry and Physiology* **88** : 333-339

Lang I , Utting S D. & Kilada R W.S., 1987. Interactive effects of diet and temperature on the growth of juvenile clams. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **113** : 23-38.

Langdon C. J. & Siegfried C.A., 1984. Progress in the development of artificial diets for bivalve filter feeders. *Aquaculture* **39** : 135-153

Lebesnerais C., 1985 Etude de la digestion chez l'huître *Crassostrea gigas. Thèse de Doctorat*, Université de Caen, 120 pp.

Le Borgne Y., 1981. Nursery culturing of post larvae. key to further development for bivalve molluscs hatcheries *In:* Nursery culturing of bivalve molluscs (G. Persoone & E. Jaspers eds.), Universa Press, Wetteren, Belgium, EMS publication, **7** : 141-149.

Loosanoff V.L. & Davies M.C , 1963. Rearing of bivalves molluscs *In* Advances in Marine Biology (F.C. Russel, ed.), Academic Press, N.Y : 1-136.

Lubet P , 1978. Nutrition des Lamellibranches. *Oceanis* **4** : 23-54.

Lucas A. & Rangel C , 1981. Vitesses d'ingestion et de digestion du phytoplancton observées au microscope à épifluorescence chez les larves de *Mytilus edulis* (Bivalvia : Mollusca). *Haliotis* **11** : 171-180.

Martoja R. & Martoja M., 1967 Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson & cie., 331 p

Masson M , 1977. Observations sur la nutrition des larves de *Mytilus galloprovincialis* avec des aliments inertes. *Marine Biology* **40** : 157-164.

Matthiessen G.C., 1983. Utilisation of a brackish water pond for the production of seed oysters (*Crassostrea virginica*). *Aquaculture* **31** . 319-327

Matile P., Moor H. & Robinson C.F., 1969. Yeast cytology. *In* The Yeasts. Biology of yeast (A H Rose & J.J. Harrison, eds.), Academic Press, N.Y. **1**. 219-302.

Mayasich S A. & Smucker R A , 1986. Glycosidases in the American Oyster, *Crassostrea virginica* Gmelin, digestive tract. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **95** : 95-98.

Metha R D & Gregory K F., 1981. Isolation of mutants of yeasts with increased susceptibity to digestive enzymes. *Applied Environmental Microbiology* **41** : 992-998.

Morton B , 1983 Feeding and digestion in Bivalvia. *In* The Mollusca (A S M Saleuddin & K M. Wibur, Eds.), Academic Press, N.Y., **5**, Physiology, Part. 2 : 65-149.

Nakajima T., Konno R , Nishihara H. & Matsuda K., 1988. Cell wall mutants of *Saccharomyces cerevisae* with increased digestibility by cell wall lytic enzymes and protein extractability. *Journal of Fermentation Technology* **66**(3) : 245-250.

Nell J.A. & Wisely B., 1983. Experimental feeding of Sydney rock oysters (*Saccostrea commercialis*) .II Protein supplementation of artificial diets for adult oysters. *Aquaculture* **32** : 1-9.

Nell J.A. & Wisely B., 1984. Experimental feeding of Sydney rock oysters (*Saccostrea commercialis*) III. Food concentration and fattening procedures *Aquaculture* **37** : 197-208.

Onishi T., Suzuki M. & Kikuchi R., 1985 The distribution of polysaccharide hydrolase activity in Gastropods and Bivalves. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* **51**(2) : 301-308

Owen G., 1970 The fine structure of the digestive tubules of the marine bivalve *Cardium edule*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Ser. B **258** : 245-260.

Owen G., 1974. Feeding and digestion in the Bivalvia *Advances in Comparative Physiology and Biochemistry* **4** :16-35.

Pal S. G., 1972. The fine structure of the digestive tubules of *Mya arenaria*. II : digestive cell *Proceedings of the Malacological Society of London* **40** : 161-170.

Pipe R K & Moore M.N., 1985 Ultrastructural changes in the lysosomal vacuolar system in digestive cells of *Mytilus edulis* as a response to increased salinity. *Marine Biology* **8** : 157-163.

Pipe R K & Moore M N , 1986 An ultrastructural study on the effects of phenanthrene on lysosomal membranes and distribution of the lysosomal enzyme β-glucuronidase in digestive cells of the periwinkle *Littorina littorina*. *Aquatic Toxicology* · 65-76

Porteres G.A., 1986 Contribution à l'amélioration de la culture des naissains de palourdes japonaises (*Ruditapes philippinarum* A&R) . réchauffement hivernal de l'eau et appoint de nourritures. *Haliotis* **15** . 153-161.

Porteres G A , 1987 Estimation de la rétention particulaire de palourdes japonaises lors d'un grossissement expérimental en nourricerie et relation avec les croissances observées. *Haliotis* **16** : 247-256

Porteres G.A., 1988 Physiologie et écophysiologie de la nutrition et de la croissance des juvéniles de *Ruditapes philippinarum* (A&R) applications au prégrossissement par réchauffement hivernal et appoint nutritionnel de levures. *Thèse de Doctorat*, Université de Poitiers (France), 90 pp.

Porteres G A , 1991. Changes in fatty acid composition in *Ruditapes philippinarum* (A & R) (Veneridae) fed on industrial yeast. *Comparative Biochemistry and Physiology* **100** (1). 211-215.

Reid R G B., 1978 The systematic, adaptative and physiological significance of proteolytic enzyme distribution in Bivalves. *TheVeliger* **20** (3) : 260-265

Reid R G B & Rauchert K., 1970 Proteolytic enzymes in the bivalve mollusc *Chamys hericius* Gould. *Comparative Biochemistry and Physiology* **35** : 689-695.

Reynolds, E.S., 1963. The use of lead citrate of high pH as an electron opaque stain in electron microscopy *Journal of Cell Biology* **1** : 208-212

Rodhouse, P G., Ottway B & Burnell G M , 1981. Bivalve production and food chain efficiency in an experimental nursery system. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **61** 243-256.

Theret C C., Lalegerie P. & Alliet J., 1985. *Cytobiologie*. Ellipses, Paris, vol. **2** : 290 pp

Trider D J & Castell J D , 1980 Effect of dietary lipids on growth, tissue composition and metabolism of the oyster *Crassostrea virginica*. *Journal of Nutrition* **110** (7): 1303-1309.

Turgeon K W. & Haven D.S , 1978. Effects of cornstarch and dextrose on oysters *The Veliger* **20** (4) 352-358

Usiu T & Ugoshi M , 1986 Purification of a protease from *Rhizoctonia solani* lysing yeast cell walls. *Agric. Biol. Chem.*, **50** (2) : 535-537

Valence P. de & R. Peyre R., 1986 La culture de la Palourde *In*. Aquaculture (G Barnabé, ed), Lavoisier, vol 1 : 391-425

Haliotis **24** : 75-86 (1995)

Société Française de Malacologie

Origine et état de la population de *Crepidula fornicata* (Gastropoda Prosobranchia) sur le littoral français

Michel BLANCHARD [1]

ABSTRACT

Origin and present state of the slipper limpet (*Crepidula fornicata*) population, (Gastropoda Prosobranchia) on French coasts

Introduction on French coasts of the slipper limpet *Crepidula fornicata* took place with several steps of inequal levels. The two main ones are due to accidental transport on allied ships' hulls, at the end of last world war, and to the voluntary introduction during the 1970's of the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. This species is now distributed from North Sea to the Mediterranean coasts, and generates often local conflicts because of its high densities.

RESUME

L'introduction de la crépidule *Crepidula fornicata* sur les côtes de France s'est effectuée en plusieurs phases d inégale amplitude. Les deux plus importantes sont dues au transport par les coques de bateaux alliés, à la fin de la deuxième guerre mondiale et à l'introduction volontaire, durant les années 1970, de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. Un bilan actuel de sa répartition montre qu'elle est présente de la Mer du Nord aux rives de Méditerranée, engendrant parfois des situations de conflit, du fait de sa forte densité

INTRODUCTION

L'homme ne cesse de modifier son environnement. Même des interventions qui pourraient paraître anodines, peuvent avoir des conséquences désastreuses pour l'écosystème. Ainsi, l'introduction d'espèces étrangères dans un biotope, peut engendrer des déséquilibres écologiques. En milieu terrestre et dans les eaux continentales les exemples sont nombreux. Dans le domaine marin, si les introductions sont moins connues, elles ne sont pas moins fréquentes, et leurs conséquences peuvent être tout aussi graves du fait de la difficulté d'intervention; l'exemple récent de la caulerpe (*Caulerpa taxifolia*) en Méditerranée est à ce titre caractéristique.

Les espèces marines peuvent être introduites accidentellement par les eaux de ballast ou sur les coques de navires qui sillonnent les mers d'un continent à l'autre. Elles peuvent être également associées à des espèces importées, elles, volontairement. Divers travaux montrent que l'introduction volontaire de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*, dès le début des années 1960, s'est accompagnée

[1] Laboratoire d'Ecologie, Direction de l'Environnement Littoral, IFREMER-Centre de Brest, BP 70 - F-29280 Plouzané

de l'introduction accidentelle et de l'implantation de nombreuses autres espèces animales et végétales (Gruet *et al.*, 1976; Grizel et Héral, 1991; Zibrowius, 1992).

Parmi ces espèces importées involontairement, beaucoup ne seront jamais connues en raison de leur taille ou parcequ'elles vivent en milieu difficilement accessible; d'autres s'intallent discrètement dans leur nouveau biotope et seuls, quelques spécialistes les auront répertoriées. D'autres espèces par contre, trouvent dans leur nouvel environnement des conditions si favorables à leur développement, qu'elles deviennent envahissantes. C'est le cas de *Crepidula fornicata* qui trouve sur nos côtes des conditions telles, qu'elle s'est très bien adaptée et multipliée, au point qu'aujourd'hui sa prolifération est une source de problèmes pour les professionnels de la mer, pêcheurs et conchyliculteurs.

CARACTERISTIQUES DE L'ESPECE

Crepidula fornicata Linné, 1758 est un mésogastéropode marin de la famille des Crepidulidae Fleming, 1822. Sa coquille est mince, de couleur brune et longue de quatre à cinq centimètres. Comme chez les autres membres de cette famille, la coquille présente un enroulement légèrement spiralé, et un septum ou cloison calcaire, qui sépare les viscères du pied, lequel lui permet d'adhérer à un support. Ce gastéropode présente deux originalités: la première est d'ordre sexuel puisque c'est un animal hermaphrodite protandre, c'est à dire que chaque individu est d'abord mâle puis femelle au cours de sa vie, d'une durée d'environ dix ans. Le déterminisme de cette évolution sexuelle a fait l'objet de nombreux travaux, parmi lesquels ceux de Le Gall (1980). La deuxième particularité, unique dans le règne animal, est d'ordre comportemental. En effet les animaux sont empilés régulièrement les uns sur les autres, formant des "chaînes" d'une dizaine d'individus. La fécondation directe explique en partie sa prolificité.

La larve pélagique, de 400 µm de longueur et de forme cylindrique, porte ventralement une couronne ciliée et peut donc se déplacer dans la masse d'eau. Son déplacement naturel, durant le mois de vie larvaire, est toutefois limité à une distance de quelques kilomètres dans le cas d'un courant favorable. Une fois fixée sur un support qui lui convient, elle s'y métamorphose. Différents travaux menés par Le Gall (1980) montrent que presque tout support lisse, quelle que soit son inclinaison ou sa forme, est propice à la fixation. Les coques de bateaux connues pour transporter de nombreuses espèces marines (Zibrowius, 1992) peuvent donc s'avérer des vecteurs de *Crepidula fornicata*. Cette espèce se fixe également sur les coquilles d'autres mollusques (phorésie). Fixée sur des coquillages commerciaux tels les huîtres et les moules, elle peut alors être transportée d'un site à un autre, lors des nombreuses manipulations. Espèce ubiquiste, euryhaline et eurytherme, ses exigences écologiques sont faibles. Toutes ces particularités biologiques et comportementales expliquent sa prolifération et sa large répartition.

Cette espèce est originaire de la côte est de l'Amérique du Nord où elle se répartit du Canada jusqu'aux Caraïbes (Marteil, 1963). Elle a été introduite et re-immergée sur les côtes anglaises à la fin du 19ème siècle avec des huîtres (*Crassostrea virginica*) (Cole, 1952). De là, elle a progressivement envahi les côtes européennes. Elle est également signalée au Japon (Habe et Maze, 1970), ainsi que sur la côte ouest des Etats-Unis (Kozloff, 1974). Le genre *Crepidula* possède une vingtaine d'espèces, dont la plupart vivent dans les eaux nord et sud-américaines.

L'ARRIVEE SUR LE TERRITOIRE FRANÇAIS

Collard des Cherres écrit en 1830. "Je n'ai jamais trouvé ce genre dans la Manche. Mr de Kermorvan m'a écrit avoir trouvé aux environs de Quimper une crépidule, voisine du *Crepidula unguiformis...*". L'absence de précisions ne permet pas d'en conclure qu'il s'agit de *C. fornicata*. D'autres observations vont sont aussi imprécises: "On trouva sur les côtes ouest de Bretagne en 1885 ou 1886 quelques crépidulas" (OCM 9, 1935) La systématique est quelquefois douteuse. Mises à part des observations isolées possibles, il ne semble pas que des populations importantes se soient installées sur le littoral français avant la seconde guerre mondiale.

Mesures préventives

Face à la propagation de *Crepidula fornicata* au début des années 1930, dans les parcs conchylicoles néerlandais, et au risque que faisaient courir les importations (24000 tonnes de moules hollandaises importées en 1933, d'après OCM 11, 1934), l'administration française prend des mesures préventives. Le 30 décembre 1932 un décret est signé faisant obligation aux ostréiculteurs "de procéder à la destruction des parasites de la conchyliculture: bigorneaux perceurs, étoiles de mer, et crépidulas, se trouvant sur leurs établissements". De plus, l'Office Scientifique et Technique des Pêches Maritimes (OSTPM) recommande l'interdiction d'immerger les coquillages en provenance de l'étranger. Le décret du 25 janvier 1933 rend cette mesure obligatoire sur l'ensemble des côtes françaises. Lors de l'une de ses assemblées en 1935, le Syndicat Général de l'Ostréiculture adopte à l'unanimité la proposition "que soit interdite l'entrée en France des moules et coquillages portant des crépidules et autres parasites" (OCM 9, 1935).

Les spécialistes français du contrôle sanitaire sont mobilisés, et une attention toute particulière est portée à cette espèce: "Mr Lambert signale qu'il a fait surveiller les bigorneaux arrivant de l'étranger, et qu'il n'a pas été trouvé de crépidula (sauf *un seul cas en rivière d'Auray*)... Il est d'avis que le danger pourrait venir des moules qu'on lave dans les ports; il estime qu'il faut exercer une surveillance active à cet égard. Mr Dignac fait connaître que, depuis deux ans, il vérifie attentivement tous les arrivages de bigorneaux de Hollande (tous en provenance de Helder), et qu'il n'a jamais trouvé trace de crépidula sur les bigorneaux vivants ou morts, et qu'au contraire, *on en voit très souvent sur les moules*. Mr Canu déclare qu'il a trouvé *quelques crépidulas dans nos eaux*" (OCM 11, 1934). "Des visites faites très consciencieusement par les inspecteurs régionaux et leur personnels, dans leur secteur respectif, ont permis d'arrêter *à deux reprises des coquillages infestés de parasites* (OSTPM, 1939).

Le fait que des lots contrôlés aient contenu *Crepidula fornicata* (cf. ci-dessus), renforce l'idée, qu'au travers d'importations sauvages de coquillages en provenance de pays déjà contaminés (Angleterre et Hollande), quelques individus se soient installés dans des sites français de conchyliculture.

Certains, pourtant, nient la présence en France de cette espèce déjà reconnue. En 1934, Adam et Leloup écrivent: "Selon notre connaissance, *Crepidula fornicata* ne s'est pas encore montrée en France". On lit dans la Revue des Travaux de l'OSTPM en 1939: "Jusqu'à ce jour, l'efficacité (du contrôle) a été complète: *le crepidula n'a pas encore été signalé sur nos côtes*". En 1954, ce qui est pire, Trochon écrit "Pour le moment, ce dangereux parasite *n'est pas installé sur les parcs et les gisements français*", alors qu'à Brest (Cole, 1952) et dans l'Aber-Benoît (Cornet et Marche-Marchad, 1951), les parcs sont déjà atteints. D'autres se veulent même très rassurants "Mr Canu ne croit pas que la température de nos eaux se prête au développement de ce mollusque" (OCM 11, 1934).

Avec le contrôle mis en place, la présence de *Crepidula fornicata* serait peut-être restée anecdotique sur le territoire français jusqu'à aujourd'hui, si la seconde guerre mondiale n'avait accéléré la prolifération.

L'arrivée massive et incontrôlée en 1944

En 1944, la presque totalité de la côte sud de l'Angleterre est colonisée par *Crepidula fornicata*, de Brighton à Falmouth (Cole, 1952), et les ports y servent de parcs à bateaux en attendant pendant plusieurs mois, le jour "J" Les larves planctoniques ont donc largement le temps de s'y fixer et de se métamorphoser en autant de juvéniles qui ainsi traverseront la Manche. Ce n'est pas un hasard si les trois premiers sites d'observation de *Crepidula fornicata* sur nos côtes correspondent à trois secteurs liés aux opérations navales alliées: les plages du débarquement en Normandie et les ports de Cherbourg et Brest.

Calvados

Dès le 6 juin 1944, et dans les semaines qui suivirent, de nombreux navires vinrent s'échouer, volontairement où non, sur les plages du Calvados, certains pour quelques heures, d'autres pour plusieurs mois, d'autres enfin y furent coulés et abandonnés. "Il est pratiquement certain que quelques uns portaient des crépidules fixées sur leurs coques...Les unités d'installations portuaires temporaires étaient aussi restées quelques temps dans les ports anglais avant le débarquement et beaucoup restèrent en France" (Cole, 1952). Il est fort probable en effet que, plus que les bateaux eux-mêmes, ce soient les fameux pontons flottants "Phoenix" qui soient les principaux vecteurs de *Crepidula fornicata*. Ces énormes coffres de béton, construits pour la plupart dans l'estuaire de la Tamise, y furent immergés plusieurs semaines, voire plusieurs mois. Or cet estuaire était alors fortement colonisé par cette espèce (Cole, 1952) Au jour "J", ces caissons, porteurs de colonies, furent renfloués, halés à travers la Manche, assemblés puis coulés pour abriter les ports artificiels d'Omaha-Beach et d'Arromanches.

"C'est peu après la fin de la seconde guerre mondiale, qu'on signala la découverte de quelques individus isolés ou groupés par 2 ou 3, en divers points de la côte du Calvados, aux endroits où se fit le débarquement allié" (Marteil, 1963) C'est le Dr Louis Lambert, alors Inspecteur Général du Contrôle Sanitaire des coquillages à Paris, qui signale à un collègue anglais la découverte en février et mars 1949 de *Crepidula fornicata* fixée à des moules, à Hermanville près de Ouistreham. "Une chaîne de deux individus vivants y fut récoltée, le plus gros portait des oeufs" (Cole, 1952); ce qui signifie qu'il était âgé d'au minimum trois ans, donc né avant 1946. En avril 1952 et juillet 1956, des specimens vides sont trouvés sur la plage de Villers-sur-mer, à quelques kilomètres à l'est de Ouistreham (Gougerot, 1959). En septembre 1959, c'est plus d'une vingtaine d'individus vivants qui est trouvée sur cette même plage (Gougerot, 1959). Le courant qui longe cette côte, circule d'ouest en est, et peut naturellement entraîner les larves d'une population fixée devant Arromanches, qui essaiment alors sur les platiers voisins.

Cole (1952) signale que, lors d'un dragage de coquilles en 1951 ou 1952, au milieu de la Manche, son collègue R H. Baird à trouvé des colonies de *Crepidula fornicata* fixées, dont certains individus présentaient des oeufs (animaux nés avant 1949).

Cherbourg

Premier port français libéré le 27 juin 1944, le port de Cherbourg fut aussitôt occupé par les troupes alliées pour y établir une tête de pont (Le port artificiel d'Omaha-Beach prévu à cet effet, avait été détruit par la tempête 8 jours plus tôt). Il fut le lieu de débarquement de l'approvisionnement américain (tandis que celui d'Arromanches servait aux Anglais). Pendant les derniers mois de l'année 1944 et durant l'année 1945, le port connut un trafic sans précédent. "Cherbourg peut accueillir 14 liberty-ships à la fois" (le Télégramme de Brest 22/01/1946). Début septembre 1944, on y débarquait 12 000 tonnes de matériel par jour, en provenance de l'Angleterre, mais surtout directement des USA.

Brest

Sitôt sa libération, le 18 septembre 1944, le port de Brest fut, comme Cherbourg, nettoyé de ses épaves pour devenir le siège d'un imposant trafic naval pendant 18 mois. Les navires de commerce importaient tout ce qui était nécessaire à la ville complètement détruite. La lecture du "Télégramme de Brest" nous apprend qu'en 1945, 425754 tonnes y furent débarquées. En Janvier 1946, le trafic de marchandise totalisait 71054 tonnes contre 704 tonnes en Janvier 1945. Le record fut semble-t-il atteint en mars 1946 avec 95825 tonnes. Ces liberty-ships étaient essentiellement des navires américains chargés sur la côte est des Etats-Unis: Newport, Norfolk, Philadelphie, Baltimore... Leur coque fut vraisemblablement le vecteur de *Crepidula fornicata*, venant directement du pays d'origine et déposée en rade de Brest sous forme larvaire, ou d'adultes détachés Si l'on ajoute la rotation de nombreux cargos venant des pays de l'Europe du Nord, le doute n'est plus permis. "La présence de la crépidule dans le port de Brest peut être expliquée de cette façon" (Cole, 1952).

En rade de Brest où l'ostréiculture est à cette époque déjà bien développée, il est possible également que l'importation d'huîtres parasitées en provenance de pays étrangers, soit une deuxième cause d'implantation, mais cette éventualité n'a jamais été mentionnée.

Crepidula fornicata est signalée en rade de Brest dès 1949. Ce sont des specimens isolés, fixés à des coquilles St Jacques (Cole, 1952).

Cette arrivée sur nos côtes au moment de la libération, par le trafic maritime, et la création de ces trois foyers de prolifération, est en fait la deuxième étape de l'installation de cette espèce. Une troisième étape prend le relais dans les années 1970 par le biais de l'ostréiculture.

Introduction par l'huître japonaise

En 1967, l'huître portugaise *Crassostrea angulata* (Lamarck, 1819) cultivée dans les baies d'Arcachon, de Marennes-Oléron, et en Bretagne sud, est malade; 60 000 tonnes sont perdues chaque année, et la crise de l'ostréiculture est grave (Grizel et Héral, 1991). D'urgence, il est décidé d'introduire officiellement en France l'huître japonaise *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1792) dont on sait, par des essais "sauvages" dès 1966, qu'elle s'y développe bien (opus cit.). Dès 1970 on importe à la fois du naissain en provenance de la baie de Sendai, au Japon, et des adultes à titre de géniteurs, en provenance de la Colombie Britannique (côte ouest du Canada). De 1971 à 1977, 10 000 tonnes de naissain (5000 millions d'individus) et 562 tonnes d'adultes vont être ainsi importées sur les parcs français (opus cit). En baie de Bourgneuf, un suivi du fouling de la seule macrofaune montre que de nombreuses espèces sont importées, avec le naissain fixé sur des coquilles vides servant de collecteurs (Gruet *et al.*, 1976); si la majorité d'entre elles meure après un traitement sanitaire, cinq espèces survivent, et s'implantent sur les parcs. *Crepidula fornicata* ne figure pas dans la liste citée, mais sur 10 000 tonnes importées, sa présence est possible parmi le naissain japonais, puisqu'elle est alors implantée en baie de Tokyo depuis 1968 (Habe et Maze, 1970). Le traitement subi était une immersion en eau douce, dont on sait qu'elle n'affecte pas particulièrement cette espèce euryhaline.

Les huîtres adultes venant de Colombie Britannique, n'ont pas fait l'objet d'un suivi identique au naissain. Seules des observations histologiques sur quelques specimens ont montré qu'elles étaient exemptes de maladies (Grizel et Héral, 1991). A cette époque, *Crepidula fornicata* est déjà installée sur la côte nord-ouest américaine (Walne, 1955, Kozloff, 1974) et sa présence parmi les huîtres importées est hautement probable. Pourtant, aucune observation directe ne la mentionne parmi les lots importés, et les ostréiculteurs contactés, ne voulant pas passer pour responsables de ces introductions accidentelles, ne s'empressent pas de fournir les informations nécessaires. Mais son "apparition" simultanée sur divers sites ostréicoles à partir de 1970 (Arcachon, Marennes, St Brieuc, Cancale...) coincidant exactement avec le début de la culture des huîtres japonaises, ne laisse que peu de doutes sur l'origine du phénomène.

Une fois implantée dans les principaux centres ostréicoles, l'espèce va être ensuite largement diffusée par le biais des transferts d'adultes et de naissain. Si le décret du 30 décembre 1932 n'est pas appliqué par la majorité des exploitants, il l'est encore moins par les pêcheurs côtiers, qui remettent à l'eau cette espèce non commerciale, et favorisent ainsi sa dispersion.

REPARTITION ACTUELLE SUR LES CÔTES DE FRANCE

Aujourd'hui, *Crepidula fornicata* est présente sur l'ensemble du littoral français, à des degrés divers. Rare au nord de l'estuaire de la Seine du fait des forts courants côtiers, elle présente de fortes populations sur la quasi-totalité des estrans de Manche-ouest et de l'Atlantique, et dans le proche infra-littoral. Elle est présente en Méditerranée dans différents sites (Figure 1).

Une description de chaque secteur géographique du nord au sud du pays, basé sur des observations précises montrera l évolution dans chacun d'eux, et l'ampleur actuelle du phénomène.

Figure 1. Carte de répartition et principaux gisements de *Crepidula fornicata* sur le littoral français.

Manche-Est

En 1963, Marteil, reprenant les observations de Lambert (OCM 9, 1935) signale sa présence "dans le Boulonnais" sans plus de précision. Lors de dragages réalisés de 1976 à 1978, de Kergariou *et al.* (1979) observent le taux d'infestation de coquilles St Jacques par *Crepidula fornicata* en Manche-est: "il est important dans le secteur des ridins côtiers devant Boulogne (gisement du Vergoyer), et dans l'ouest-sud-ouest de Newhaven, malgré une profondeur d'environ 60 mètres". En baie de Seine, en 1978, " le pourcentage maximal de coquilles portant des crépidules s'observe sur les gisements côtiers du Calvados avec 48%" (opus cit.).

Actuellement, mise à part une présence signalée dans le port de Boulogne, *Crepidula fornicata* ne paraît pas installée sur le littoral s'étendant de la mer du nord à l'estuaire de la Seine (Information fournie par le centre Ifremer de Boulogne).

Normandie

Bien implantée depuis cinquante ans, la population du Calvados représente le premier foyer français. Elle est fixée sur les platiers découvrants, et dans l'infralittoral proche. Le Gall (1980) récupère de nombreux specimens de *Crepidula fornicata* à basse mer sur les platiers de Quihot devant Luc-sur-Mer.

Aujourd'hui, d'après le laboratoire Ifremer de Port-en-Bessin, (H Janneret com.pers.) *Crepidula fornicata* est absente, de l'estuaire de la Seine à Ouistreham et peu abondante sur les estrans sableux entre Lion sur-Mer et Cherbourg (baie des Veys et Ste Marie-du-Mont). Il y a quelques années le Pr P. Lubet (com.pers.) notait que sa densité était en regression sur les rochers du Calvados, du fait (?) d'un faible recrutement.

Sur les platiers de St Vaast-la-Hougue, à l'est du Cotentin, existent des bancs naturels de moules où *Crepidula fornicata* est observée de longue date. Une flotille de bateaux venus du Calvados, de Cherbourg, mais aussi de la côte ouest du Cotentin les récolte par dragages. Certains lots de moules sont parfois remmergés dans les parcs d'élevage voisins pour les réapprovisionner.

Cherbourg

Implantée depuis la fin de la guerre, la population de *Crepidula fornicata* colonise une surface de 3 km^2 au milieu de la grande rade (Anonyme, 1989). Retière (1980) en souligne la présence aux alentours immédiats du port. De cette population, Le Gall (1980) récupère des individus qui sont très applatis, et donc de grande taille. Il n'y a pas de conchyliculture à Cherbourg, et la présence de cette espèce y est uniquement due à la navigation.

Golfe Normano-breton

Le raz Blanchard, situé à la pointe nord-ouest du Cotentin est le siège d un courant violent et relativement constant qui transite d'ouest en est Il est impossible que par le seul jeu des courants, des larves transitent de Cherbourg aux rives du golfe de St Malo. La présence de *Crepidula fornicata* dans ce secteur est vraisemblablement due à l'activité humaine. La première observation dans le golfe normano-breton date de 1976 (Retière, 1980). Cet auteur récolte par dragage quelques échantillons dans le secteur de l'Archipel des Ecrehous. Il semble que ces échantillons soient issus d'un stock implanté alors sur les platiers au nord de Granville, qui sont des zones favorables à leur fixation. Dans cette zone, est développée une mytiliculture sur bouchots, dont l approvisionnement vint à certaines époques des moulières naturelles de St Vast-la-Hougue (cf ci-dessus). C'est sans doute ainsi que l'espèce est passée de la côte est à la côte ouest du Cotentin.

A la même époque, l'espèce fait son apparition dans les parcs ostréicoles de Cancale. Cette période correspond au remplacement de l'huître creuse portugaise (*Crassostrea angulata*), victime à 80% de la maladie des branchies (février-avril 1972), par l huître japonaise (*Crassostrea gigas*), comme un peu partout en France. Cette apparition correspond aussi au développement de la culture de l'huître plate (*Ostrea edulis*) en eau profonde, qui attemt son apogée vers 1973-1974, avec une superficie de plus de 1100 hectares de concessions.

Ces deux foyers de prolifération dans le golfe normano-breton vont s'avérer très prolifiques, et au travers de l'activité de pêche, axée essentiellement sur le dragage et le chalutage dans ce secteur, l'espèce va être disséminée largement, et trouver là de nouveaux milieux favorables. En 1985 une première campagne d'évaluation est réalisée sur la côte ouest du Cotentin, en utilisant une benne comme moyen d échantillonnage. Le stock de *Crepidula fornicata* y est estimé à 150 000 tonnes, sur une surface de 1100 km^2 (Quiniou et Blanchard, 1987). En 1992, une deuxième campagne est réalisée sur la même zone, avec les mêmes moyens. Cette fois la biomasse est estimée à 750 000 tonnes environ. En 7 ans la biomasse est donc multipliée par 5. Aujourd'hui d'après nos propres observations en cours, l espèce est répartie sur l'ensemble du golfe, y compris le pourtour des îles anglo-normandes de Jersey et Guernesey, principalement à l'intérieur de l'isobathe des 20 mètres, du fait de l'activité de pêche dans cette zone. La forte densité dans certains secteurs (env. 10 000 ind./m^2 près des Ardentes au nord-ouest de Chausey), oblige les pêcheurs qui travaillent à la drague ou au chalut à les abandonner.

Dans la baie de Cancale, la biomasse est aujourd'hui estimée à 170 000 tonnes environ (Cariguel, 1994). Si certains parcs ostréicoles de l'estran sont colonisés, la population de *Crepidula fornicata* est essentiellement concentrée dans, et autour des parcs d'huîtres plates (*Ostrea edulis*), installés en eau profonde, engendrant une perturbation sérieuse des activités.

Bretagne Nord

En baie de St Malo, des populations sont observées à l'abri des îlots qui la ceinturent. D'autres populations sont implantées devant les baies de St Jacut et de la Fresnay. Une estimation de ces populations devrait prochainement être réalisée.

Les premières observations de *Crepidula fornicata* en baie de St Brieuc émanent de Dupouy et Latrouite (1979) qui notent la présence de cette espèce en 1974 dans la partie sud-ouest de la baie, là précisément où se trouvent les parcs ostréicoles. Il s'agit dans deux cas, de "specimens isolés, de petite taille, fixés depuis peu". Pendant les quatre années suivantes, ces auteurs vont observer une évolution rapide de cette population. En 1978, ils calculent une densité moyenne en baie de 0,07/m^2. Cette espèce a proliféré là aussi, à cause des activités de pêche par drague essentiellement, puisqu'en 1994, vingt ans après sa première observation, le stock est évalué à environ 250 000 tonnes (Hamon et Blanchard, 1994).

Dès février 1952, deux individus sont signalés sur des huîtres de l'Aber-Benoît, au nord de Brest (Cornet et Marche-Marchad, 1951). Sur le littoral nord de la Bretagne, l'espèce est rapidement mentionnée à Paimpol, en rade de Morlaix et à Roscoff (Marteil, 1963), qui sont, pour les deux premiers du moins, des sites ostréicoles à cette époque. Aujourd'hui l'espèce est observée à Roscoff, Morlaix et dans l'Aber Wrach.

Brest

Crepidula fornicata est implantée au fond de la rade de Brest depuis la fin de la guerre, "elle s'y propageait lentement d'abord et de plus en plus rapidement ensuite dans divers secteurs, si bien qu'elle existe actuellement non seulement sur les gisements de coquille St Jacques dans les chenaux profonds, mais aussi sur les bancs d'huîtres plates, de moules et sur les parties basses des parcs d'élevage de ces mollusques. Elle est plus ou moins abondante, suivant les secteurs, mais pratiquement présente partout dans la rade" (Marteil, 1963).

En 1979, Coum propose une carte de répartition de l'espèce en rade de Brest, où il apparaît qu'elle est essentiellement située dans l'estuaire de l'Auine, au sud de la rade, et sur les rives de l'Elorn, au nord. Les densités sont de 1000/m^2 dans l'Elorn en février 1977, et de 8,3 /m^2 dans la partie prospectée devant l'anse de Poulmic. Aujourd'hui, le stock serait proche des 10 000 tonnes dans l'ensemble de la rade.

Il semble que ce foyer de la rade de Brest, ait participé très tôt à la prolifération sur la côte atlantique, par le trafic naval et surtout par le transport d huîtres colonisées issues de ses parcs.

Bretagne Sud

L'évolution de *Crepidula fornicata* en Bretagne-sud est donnée par Marteil (1963): "Elle a été découverte à Concarneau, et surtout en Morbihan. En 1956, nous avons récolté les premières crépidules en rivière de Penerf, où depuis, l'espèce s'est reproduite sur une partie du gisement d'*Ostrea edulis* . Il en a été amené sur des huîtres reparquées dans plusieurs rivières de la région (Etel, Plouharnel, St Philibert)... En novembre 1962, des specimens sont observés en Vilaine, en 1963 en baie de Quiberon, et en rivière de la Trinité. Actuellement, la Vilaine est à notre connaissance la limite méridionale de l'aire de distribution de *Crepidula fornicata*". Cet auteur, à cette époque, considère que l'espèce ne se reproduit que dans trois secteurs français: le littoral normand, la rade de Brest et la rivière de Penerf. Sa présence dans d'autres sites serait due, écrit-il, au transport de coquillages parasités

En 1965, Marteil constate une rapide extension de cette espèce, et note de nouveaux sites colonisés: rivières de Pont-l'Abbé, de l'Odet, de Riantec, du Blavet, en rade de Lorient, au nord et au sud-ouest de la baie de Quiberon, en rivière de Crac'h, de St Philibert, d'Auray, au nord et à l'est du Golfe du Morbihan, et sur le littoral, entre la rivière de Penerf et la Vilaine. Lors de l'introduction

du naissain japonais entre 1970 et 1977, plus de 1800 tonnes sont distribuées dans les parcs bretons (Grizel et Héral, 1991).

Aujourd'hui, la situation en Bretagne-sud semble plus préoccupante dans le Morbihan que dans le sud-Finistère. Dans le Morbihan, la situation est résumée dans le tableau ci-dessous (de Kergariou com.pers.).

Tableau 1. Situation de *Crepidula fornicata* dans le Morbihan.

Secteur	Abondance	Arrivée	Remarques
Blavet/Rade de Lorient	Présence	1964	
Rivière d'Etel	Présence	1963	Banc important en partie amont (Bras de Landévant) (source J. Mahéo)
Courreaux de Groix	Présence	1963-65 (?)	Jusqu'à 10-15 crépidules par Coquille St Jacques
Courreaux de Belle-Ile	Présence	1975 (!)	
Baie de Quiberon	Abondance locale	1963	10-50 t/ha sur concessions non exploitées; dragage avant exploitation
Rivière de Crac'h	Présence	1964	
Rivière de St Philibert	Présence	1964	
Rivière d'Auray	Présence	1964	
Golfe du Morbihan	Abondance	1963	entre les îles Logodon et Boedic
Rivière de Penerf	Abondance en aval	1956	
Estuaire de Vilaine	Présence	1962	
Rivière de Mesquer	Présence	1964	

L'estuaire de la Loire est franchi en 1964 (Marteil, 1965). Cet auteur signale qu'en 1965 *Crepidula fornicata* est trouvée sur la rive sud du fleuve, jusqu'à la pointe St Gildas.

Vendée

En Vendée, les données chiffrées sont rares. Entre Noirmoutier et la pointe St Gildas les parcs à huîtres creuses en zone découvrante de la baie de Bourgneuf sont colonisés avant 1964 (Marteil, 1965). 20 tonnes d'huîtres japonaises adultes et plus de 1900 tonnes de naissain y sont immergées dans les années 1970 (Grizel et Héral, 1991). C'est dans cette baie que Gruet *et al.* (1976) observent la survie d'une faune d'origine japonaise accompagnant le naissain d'huîtres importé. Aujourd'hui les parcs sont presque tous colonisés, de même que les platiers de La Bernerie près de Pornic. De St Jean-de-Monts à la baie de l'Aiguillon, nous ne disposons pas d'informations.

Charente Maritime

En Charente Maritime *Crepidula fornicata* est apparue vers 1969-1970 (Deslous-Paoli et Massé, 1982), au moment où les importations d'huîtres japonaises en France étaient destinées à remplacer l'huître portugaise malade. En plus du naissain japonais (plus de 4000 tonnes importées entre 1970 et 1975), 256 tonnes d'huîtres adultes sont importées directement de Colombie Britannique et re-immergées en baie de Marennes-Oléron entre 1971 et 1975 (Grizel et Héral, 1991). On peut supposer que parmi ce stock, figuraient de nombreux specimens de *Crepidula fornicata*. Petit à petit les parcs du bassin de Marennes-Oléron sont colonisés. "Trois secteurs sont particulièrement atteints par les crépidules: d'abord et surtout le long du banc de Charret, la courante d'Oléron, dans la zone nord-ouest du banc de Julliar, ainsi que le gisement huîtrier de l'Estrée. Les biomasses évaluées à la benne sont respectivement de 2,8 kg/m^2 et 1,1 kg/m^2 sur les deux premiers sites. Les densités sont plus

faibles le long de la côte nord-ouest de l'île d'Oléron jusqu'à la pointe des Saumonards. Par contre le sud du bassin semble épargné" (Deslous-Paoli et Massé, 1982). En avril et mai 1983, des opérations de dragages par des bateaux professionnels au nord du banc de Charret, permettent de récolter respectivement 900 tonnes en 6 jours et 553 tonnes en 3 jours (Deslous-Paoli, 1985).

Dans ce bassin de Marennes, une zone de 180 km^2 est échantillonnée en juin 1984 (Saurnau, 1987); elle est limitée au nord par la latitude de 46°, et au sud par le pertuis de Maumusson. La biomasse de *Crepidula fornicata*, estimée par 370 prélèvements quantitatifs à la benne Smith, est de 1800 tonnes (± 900). Une évaluation de l'espèce sur l'ensemble du bassin est en préparation. Les professionnels estiment le stock entre 10 et 20 000 tonnes.

A la pointe nord de ce secteur, dans les parcs ostréicoles de Fouras, les densités y sont en augmentation depuis les années 1970. En 1980 le recrutement y était important (Le Gall, 1980). La biomasse y est actuellement estimée à 2600 tonnes par le syndicat professionnel (com. pers).

Dans la région de Royan, la prolifération de cette espèce pose aussi des problèmes nécessitant l'intervention des pouvoirs publics, pour des opérations de nettoyages (Sivom Royan, com. pers.).

Arcachon

La côte landaise plate, sableuse et balayée par un courant longitudinal portant au nord, n'est pas propice à l'installation de l'espèce. Celle ci se retrouve donc dans les endroits abrités et en premier lieu dans le bassin d'Arcachon, où les premiers specimens sont récoltés dans le chenal du Courbey en 1969 (Bachelet *et al.*, 1980). Environ 2000 tonnes de naissain d'huître japonaise y sont importées entre 1970 et 1975 (Gruet *et al.*, 1976) et plus de 137 tonnes de géniteurs venus de la Colombie Britannique (Grizel et Héral, 1991). "L'espèce y est devenue fréquente quoique encore très localisée, notamment dans les parcs à huîtres" (Bachelet *et al.*, 1980). Elle est également présente dans les chenaux couverts de nombreux debris coquilliers. Sa biomasse n'est pas quantifiée.

Il ne semble pas y avoir de populations importantes dans les ports et sur les estrans du pays basque français.

Méditerranée

Sur les côtes françaises de Méditerranée, *Crepidula fornicata* est d'introduction récente, contrairement à *Crepidula unguiformis*, qui elle est indigène (Locard, 1886). Le plus ancien specimen mentionné et déposé au musée de Marseille, fut trouvé en 1957 sur des moules cultivées à la Seyne-sur-mer, près de Toulon (Zibrowius, 1992).

Depuis 1982, elle est présente dans l'étang de Thau, sur les parcs à huîtres. Elle y aurait été introduite avec des huîtres japonaises venant d'Arcachon De même elle serait apparue dans l'étang de Salse-Leucate, par le biais de la conchyliculture, venant de la côte atlantique (Clanzig, 1989). Il y a beaucoup de chance qu'elle se maintienne dans les étangs du Languedoc (Zibrowius, 1992). Les températures estivales de l'eau, et la salinité élevée à cette époque, doivent cependant être des facteurs limitants. La biomasse présente dans ces différents étangs du Languedoc-Roussillon n'est pas évaluée.

CONCLUSIONS

La colonisation du littoral français par *Crepidula fornicata* s'est effectuée en plusieurs étapes. Plusieurs facteurs sont intervenus dans cette évolution. Présente de façon anecdotique jusqu'en 1944, elle s'implante alors dans trois foyers, à cause du trafic des navires alliés, essentiellement anglais dans le Calvados, et américains à Cherbourg et Brest. Durant les dix années qui suivent, la prolifération a été relativement lente, puis elle s'est accélérée dans les années 1960 (Marteil, 1965). L'introduction directe de l'huître japonaise dans les années 1970, en provenance directe du Japon et du Canada a favorisé son extension dans tous les centres ostréicoles. Il semble qu'actuellement on assiste également à une nouvelle phase de developpement dans quelques secteurs (ex. golfe normano-

breton). Il est possible également que l'attention des médias sur ce phénomène entraîne de plus en plus d'observations locales, sur des populations déjà en place, mais jusqu'alors ignorées.

Sur l'ensemble du littoral, la biomasse s'élève en 1994 à plusieurs millions de tonnes, et de plus en plus de surfaces sont colonisées. Aujourd'hui le phénomène présente une telle ampleur qu'il serait regrettable, voire coupable, de rester inactif. Les interventions se multiplient, mais de façon désordonnées et coûteuses. Un programme global de traitement à long terme est à mettre en place pour abaisser sensiblement les stocks jusqu'à un seuil minimum. Actuellement l'Ifremer et ses partenaires mènent plusieurs programmes d'étude destinés à connaître les conditions et les conséquences de cette prolifération sur le milieu naturel, à connaître précisément la localisation et la biomasse de certains gisements, et envisager leur exploitation.

BIBLIOGRAPHIE

Adam W. et Leloup E., 1934 Sur la présence du gastéropode *Crepidula fornicata* (Linné, 1758) sur la côte belge. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique* **10** (45): 1-5.

Anonyme, 1989. Etude de l'environnement de la rade de Cherbourg Rapport Intechmer n°5: 56 pp.

Bachelet G., Cazaux C , Gantes H. et Labourg P.J., 1980. Contribution à l'étude de la faune marine de la région d'Arcachon. IX *Bulletin du Centre d'Etudes et de Recherches de Biarritz* **13** (1), 45-61.

Carigucl M., 1994. Cartographie, évaluation et bilan trophique de la population de crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de Cancale. Rapport Ifremer-del 94.15: 49 pp. + annexes.

Clanzig S., 1989. Invertébrés d'introduction récente dans les lagunes méditerranéennes du Languedoc-Roussillon. *Bulletin de la Société Zoologique de France* **114** (3). 151-152.

Cole H.A., 1952. The american slipper limpet (*Crepidula fornicata* L) on cornish oyster beds. *Fishery Investigations* ser. 2, **17** (2): 1-13.

Collard des Cherres M., 1830. Catalogue des testacés marins du département du Finistère. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux* **4**: 3-58.

Cornet R et Marche-Marchad I , 1951. Faune de Roscoff Mollusques *Travaux de la Station Biologique de Roscoff*, Sup. **5**, 79 pp.

Coum A , 1979 La population de crépidules (*Crepidula fornicata* L 1758) en rade de Brest. Ecologie et dynamique. Thèse Université de Bretagne Occidentale, Brest. 133 pp. + annexes.

Deshayes G.P., 1830. Crépidule *Crepidula* pp 24 28, *in*: Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle des vers. T.2 (2), 594 pp.

Deslous-Paoli J.M., 1985. Lutte contre les compétiteurs. *Equinoxe* **3**. 27-29.

Deslous-Paoli J M et Massé H , 1982 Répartition géographique et structure de la population de *Crepidula fornicata* Linné, dans le bassin de Marennes-Oléron en 1981 et 1982 Rapport CIEM, C M 1982/F:25. 9 pp.+ annexes.

Dupouy H. et Latrouite D , 1979 Le développement de la crépidule sur le gisement de coquilles St Jacques de la baie de Saint-Brieuc. *Science et Pêche* **292**: 13-19.

Gougerot L , 1959 Acclimatation de *Crepidula fornicata* (Lamark) sur la côte du Calvados *Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard* **45**: 70.

Grizel H et Héral M , 1991. Introduction into France of the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *in* Case histories of effects of transferts and introductions on marine ressources Mini symp. 1988. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* **47** (3): 399-403.

Gruet Y, Héral M. et Robert J M., 1976 Premières observations sur l'introduction de la faune associée au naissain d huîtres japonaises *Crassostrea gigas* (Thunberg) importé sur la côte française. *Cahiers de Biologie marine* **17**: 173-184.

Habe T. et Maze K., 1970. *Crepidula fornicata* introduced to Japan. *Hawaiian Shell News* **18** (6): 1-7.

Hamon D. et Blanchard M., 1994. Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de St Brieuc. Rapport interne Ifremer-del 94.14: 29 pp + annexes.

Kergariou G. de, Latrouite D., Claude S et Perodou D., 1979. Extension de la crépidule (*Crepidula fornicata*)en Manche orientale. Rapport C.I.E.M. CM 1979/K 15: 1-6.

Kozloff E.N., 1974. Keys to the marine invertebrates of Puget Sound, The San Juan archipelago and adjacent regions. Seattle, London. University of Washington Press: 226 pp.

Le Gall P., 1980. Etude expérimentale de l'association en chaîne et de son influence sur la croissance et la sexualité chez la crépidule (*Crepidula fornicata* L.1758) (Mollusque gastéropode) Thèse Université de Caen : 300 pp. + annexes.

Locard A., 1886. Catalogue général des mollusques vivants de France. Mollusques marins. Librairie Baillière et fils, Paris: 778 pp.

Marteil L., 1963. La crépidule (*Crepidula fornicata*) en France. *Science et Pêche* **121**: 1-6.

Marteil L., 1965 Extension de l'aire géographique de *Crepidula fornicata* durant l'année 1964. *Science et Pêche* **135**: 5-6.

Quiniou F. et Blanchard M , 1987. Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata* L.) dans le secteur de Granville (golfe normano-breton). *Haliotis* **16**: 513-526.

Retière C., 1980. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normano-breton. Thèse Université de Rennes: 431 pp.

Souriau P.G., 1987. Les mollusques non cultivés du bassin de Marennes-Oléron; Quantification et répartition géographique des stocks. *Haliotis* **16**: 527-541.

Trochon P., 1954. Le "crépidula" coquillage parasite. *Science et Pêche* **20**. 5.

Zibrowius H., 1992. Ongoing modification of the Mediterranean marine fauna and flora by the establishment of exotic species. *Mesogée* **51**: 83-107.

Editions de 1945, 1946, 1947 du "Télégramme de Brest"

Numéro spécial anniversaire de la Revue des Travaux de l'OSTPM 1939, p.161.

OCM, Revue du syndicat général de l'Ostréiculture des Cultures Marines et de leur commerce en France: 1945, 1946, 1947.

Haliotis 24 : 87-100 (1995) Société Française de Malacologie

Coral reef associated molluscan assemblages in Gorgona island, Colombian Pacific coast

Jaime R. CANTERA K. [1] *and Patrick M. ARNAUD* [2]

RESUME

Assemblages de mollusques associés aux récifs coralliens de l'île de Gorgona, côte Pacifique Colombienne

La distribution qualitative et quantitative des mollusques est analysée le long de radiales traversant les trois principaux récifs coralliens et un pâté corallien isolé de Gorgona (île volcanique à 35 km au large des côtes colombiennes) pour comprendre la structure des communautés malacologiques coralliennes. Les 97 espèces de mollusques récoltées (70 prosobranches, 3 opisthobranches et 24 bivalves) représentent un tiers de la faune malacologique totale de l'île La variation des indices de diversité et d'équitabilité le long des radiales, le groupement (clustering) et l'analyse des données en composantes principales sont utilisés. Cinq groupes de stations sont reconnus et analysés en rapport avec la zonation corallienne récifale. La structure des assemblages de mollusques de Gorgona est similaire à celle du Pacifique occidental et central, de la mer Rouge et de l'océan Indien, et se caractérise par une zonation faible, un petit nombre d'espèces dominantes et des indices de diversité moyens. Les espèces, pour la plupart, ne se nourrissent pas directement sur les coraux vivants mais les utilisent comme substrat et refuge, en se nourrissant de mucus corallien, de matière organique en suspension ou d'autres invertébrés benthiques.

ABSTRACT

Qualitative and quantitative distribution of mollusks along transects through the three main coral reefs and in isolated coral patches of Gorgona (a volcanic island located 35 km off the Colombian Pacific coast) were analysed to understand the structure of molluscan coral communities. The 97 molluscan species recorded (70 prosobranchs, 3 opisthobranchs and 24 bivalves) represent one third of the total molluscan fauna of Gorgona. Variation of diversity and evenness indexes along the transects, clustering and principal component analysis of the data are used. Five groups of stations were recorded and analysed in relation to coral reef zonation. The structure of the molluscan assemblages of Gorgona is similar to that of West and central Pacific, the Red Sea and Indian ocean, and are characterized by no strong zonation, few dominant species and mean diversity indexes Most species do not feed directly on living corals but use them as a substrate and refuge, feeding on coral mucus, suspended organic matter and other benthic invertebrates

[1] CIME, Universidad del Valle, Departamento de Biología, A.A. 25360, Cali, Colombia

[2] Centre d'Océanologie de Marseille (CNRS-URA 41), Station Marine d'Endoume, Rue de la Batterie des Lions, F-13009 Marseille, France

INTRODUCTION

Coral reefs are a major habitat for many molluscan species, even if few of them have an obligatory or direct association with living corals (Hadfield, 1976). Most invertebrates utilise reef structures as substrate, refuge, or to obtain different types of feeding, and some of them exhibit life cycles adapted to the physical and biological conditions of the coral ecosystems (Patton, 1976).

Molluscs are ecologically important in all coral communities (Rees, 1967; Stoddart, 1969; Robertson, 1970; Taylor, 1971; Yonge, 1974; McClanahan, 1989, 1990). They occupy several habitats on the live or dead parts of coral colonies (Mastaller, 1978; Young, 1986; Diaz *et al.*, 1990) and contribute to the high benthic productivity of reefs. Their role in the process of construction and destruction of reef structures is also frequently emphasized (Salvat, 1970; Soliman, 1969; Cantera & Contreras, 1988).

Mollusks interact with corals in four major ways (Hadfield, 1976): 1) they may eat the tissues of living polyps; 2) they may climb on coral branches and feed on coral mucus and small organisms or to filter-feed; 3) they may bore in the coral skeleton (live or dead) and feed by filtration of suspended matter; and 4) they may use the coral as substrate, and feed only on other animal groups such as sponges, bryozoans, ascidians, hydroids, polychaetes and other mollusks inhabiting the dead bases of coral colonies. In fact, the last type of interaction between mollusks and corals is the dominant one.

The corals of Gorgona islands are known through papers on their taxonomy and distribution (Prahl *et al.*, 1979; Prahl & Erhardt, 1985; Cantera *et al.*, 1989) as well as their specific diversity (Cantera, 1983; Glynn *et al.*, 1982; Prahl *et al.*, 1988). However, little is known about the molluscan species associated with them, except for taxonomic papers (Cantera *et al.*, 1979; Cosel, 1986; Borrero *et al.*, 1986). The only ecological references about the coral-associated mollusks of Gorgona are a paper by Rios (1987) about the entire fauna found in some colonies of *Pocillopora damicornis* and a brief discussion about some corallivorous species (Glynn *et al.*,1982).

The aim of the present paper is to describe the distribution of mollusks in relation to coral zonation at Gorgona, to compare their distribution on the fringing reefs with that on isolated patches located off the reefs, and to document the types of relationships observed between mollusks and corals. Specific diversity and evenness were also studied to obtain information about the structure of the molluscan assemblages, which are subjected to the peculiar environmental (physical and biological) conditions of the tropical Eastern Pacific (Glynn *et al.*, 1982).

STUDY AREA

Gorgona (2°58'N & 77°11'W) is a volcanic island located 35 km off the Pacific coast of Colombia (Fig. 1). The coral areas are present mainly along the southeastern coast, forming a 3000 m long, fringing reef interrupted by the freshwater outflows from the streams of the island. There are three main reef areas: El Aeropuerto (T1), La Azufrada (T2) and Playa Blanca (T3). Some coral patches are scattered in the strait between Gorgona and the smaller Gorgonilla (T4).

The reefs are dominated by *Pocillopora damicornis* and *P. capitata*, but other species also occur, such as *Psammocora stellata* on the inner parts of the reef, *Porites* spp. everywhere on the reef, *Pavona* spp. mainly on the outer slope and *Gardineseris planulata* on the deeper parts of the outer slope (Prahl & Erhardt, 1985).

The three reefs are typical fringing reefs, where 4 zones can be identified (Fig. 2):

1) a sandy bottom **inner channel**, 1-4 m deep at low tide, depending on the tides, with few, scattered colonies (A);

2) a shallower, 0.5-3 m deep, **inner reef flat** with dead compact corals and a greater number of living species inhabit upon the dead coral, and higher coral cover than the inner channel (B);

3) an **outer reef flat**, 0 8 to 4 m deep, with the highest species number and coral cover (C);

4) an **outer slope** which may be divided in two parts: the upper part (from 2 to 4 m), with the greatest number of colonies of *Pocillopora* and *Pavona* (D), and the lower part (from 4 to 10 m deep), dominated by massive colonies of *Pavona* (E) and followed by a coarse sandy bottom.

The shallow (2-4 m) isolated patches (IP) are formed mainly by *P. damicornis* and *P. capitata* and surrounded by sandy and rocky (stones and gravel) substrates.

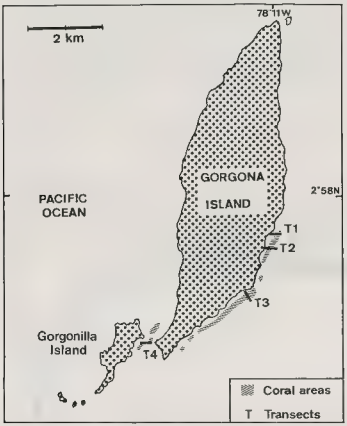


Figure 1. Gorgona Island : Coral areas and transects studied.

METHODS

Data on the distribution of molluscan assemblages were obtained from four transects 80 to 350 m long, according to the reef width crossing all zones of the reef (Fig.1). Three of the transects (T_1 - T_3) were studied in the eastern reef, and one on the patches between Gorgona and Gorgonilla. Every 10 m along the transects, all coral colonies present in a 1 m^2 quadrat were hand collected during skin or SCUBA diving. Before sampling, colonies were covered with small (2 mm) mesh size bags to prevent losing small material during transport out of the water. Colonies were measured (length, width and height) and these parameters used to calculate the volume, as V= 4/3 a x b x c where a, b, c are the mean values of length, width and height respectively. Colony surfaces were calculated as $S= V^{2/3}$ (Abele & Patton, 1976). All the fauna found within the colonies was collected and fixed separately in 10 % formalin solution. Mollusks were later preserved in 70 % ethyl alcohol, identified, counted and deposited in the invertebrate collection of the Departamento de Biologia of the Universidad del Valle, Cali, Colombia.

Species abundances (defined as the total number of individuals per zone) were arranged in a species list, by zones of the reef. For the study of molluscan assemblages, biological indices such as dominance, (D, Pérès & Picard, 1964), diversity (H', Shannon, Shannon & Weaver, 1963) and evenness (J', Pielou, 1966) were calculated for gastropods and bivalves separately and also for all mollusks combined. Cluster analysis were made using some similarity indexes without significative differences. The similarity measures and factor (principal component) analysis of stations were carried out separately for gastropods, bivalves and also for both combined.

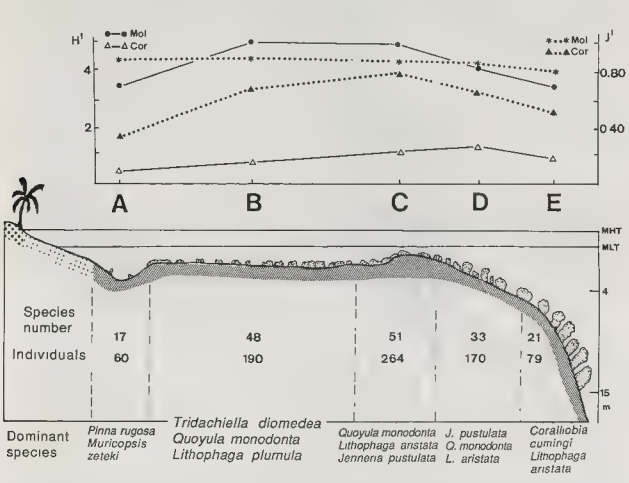


Figure 2 Distribution of molluscan assemblages in coral reefs of Gorgona island (numbers of species and individuals) Diversity (Hi, Shannon index) and Evenness (J', Pielou index) are compared to that of corals. A : Inner channel; B : Inner reef flat; C : Outer reef flat; D : Outer slope < 4m; E : Outer slope > 4m.

RESULTS

The Species List

Ninety-seven molluscan species (70 prosobranch and 3 opisthobranch gastropods and 24 bivalves) were collected directly in the coral zones. These figures represent respectively 34.2 % of gastropods, 33.3 % of bivalves and 30. 4 % of the total species reported previously from the island (according to data in Cantera *et al.*, 1979; Cosel, 1986 and Borrero *et al.*, 1986). The species list and their abundances along transects are given in table 1.

Molluscan Distribution on the Reefs

No significant difference was found in the molluscan distributions on the three reefs studied. Generally, the outer reef flat showed the greatest numbers of species and individuals (Fig. 2), and the inner channel the lowest. In the patches, most species and individuals were found in the shallow area. These species were living also on the shores of Gorgona and Gorgonilla.

Generally, gastropods were more abundant and had more species than bivalves, except in the deeper outer slope zone (between 4 and 15 m), where a permanent exchange of water favours suspension feeders. As a result of the attenuation of wave action at such depth, there could be less movement and resuspension of inorganic sediments facilitating the feeding of bivalves on the suspended organic matter.

Cluster analysis and principal component analysis computed for gastropods, bivalves and for all mollusks combined produced approximately the same results. Therefore, cluster and principal components analysis are utilized here for stations, and principal component analysis only for species.

It is clear from the station cluster analysis (Fig.3) that there are three main groups of reef stations.

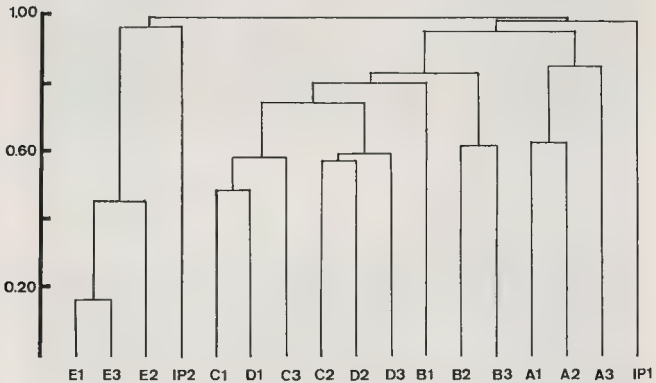


Figure 3. Cluster analysis of 17 zones (of each reef and two isolated patches) for all molluscan species. A, B, C, D, E : see caption of figure 2.

The first group consists of stations located on the deeper outer slopes (4-15 m) of the three reefs and on the deeper part of the isolated patches. This group of stations has an assemblage of mollusks whose dominant species depend on the nearby deeper sandy zones, such as *Strombus galeatus* and *S. peruvianus*; or are associated with massive colonies of *Pavona* (such as *Coralliobia cumingii* and some bivalves as *Spondylus calcifer, Chama* cf. *buddiana* and *Globivenus isocardia*).

Table 1. The molluscan fauna of coral reefs of Gorgona Islands : Number of individuals of each species on the four transects studied. A : Inner channel; B : Inner reef flat; C : Outer reef flat; D : Outer slope < 4m; E : Outer slope > 4m.

		T1 AEROPUERTO					T2 LA AZUFRADA					T3 PLAYA BLANCA					T4 IS. PAT	
		A1	B1	C1	D1	E1	A2	B2	C2	D2	E2	A3	B3	C3	D3	E3	IP1	IP2
Calliostoma macleani Shasky & Campb., 1954	Cm	.	2	5	1	.	.	.	4	.	.	.	.	2	.	.	.	.
Rissoina sp.	Ris	.	.	.	3	.	.	2	4	1	.	.	1	.	.	.	.	1
Rissoidae sp.	R	.	.	1	.	.	.	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Vermetidae	Ve	.	.	1	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Vermicularia pellucida (Brod. & Sow., 1829)	Vp	2	1	2	.	.	.	1	2	1	.	.	.	2	2	.	.	.
Tricolia substriata (Carpenter, 1864)	Tb	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	.
Triphora sp.	Tr1	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	2	.
Cerithiopsis sp.	Ce1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.
Strombus galeatus Swainson, 1823	Sg	.	.	.	3	2	.	.	.	1	1	.	.	.	.	1	.	.
Strombus peruvianus Swainson, 1823	Sp	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
Epitonium canna Dall, 1919	Ec	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Hipponix grayanus Menke, 1853	Hg	1	5	6	2	.	2	.	4	.	.	2	1	.	3	.	2	5
Hipponix panamensis C. B Adams, 1852	Hp	.	2	3	.	.	.	2	.	.	.	2	2	.	.	.	.	.
Calyptraea mamillaris Broderip, 1834	Ca	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2
Trivia pacifica (Sowerby, 1832)	Ci	.	.	3	2	.	.	3	1	.	.	.	2	.	.	.	1	2
Erato scabriuscula Sowerby, 1832	Es	1	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	1	1	.	.	.	.
Erato galapagensis Schilder, 1933	Eg	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cypraea albuginosa Gray, 1825	Ca	.	1	.	3	.	1	.	3	2	.	.	3	3	.	.	30	
Cypraea isabella mexicana Stearns, 1893	Ci	3	.	1	1	.	4	.	.	.	.	.	2	.	.	.	5	.
Cypraea cervinetta Kiener, 1843	Cc	.	.	1	2	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	6	.
Cypraea arabicula (Lamarck, 1811)	Car	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	3	.
Cypraea robertsi (Hidalgo, 1906)	Cr	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	2	
Cypraea teres Gmelin, 1791	Ct	.	.	3	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Jenneria pustulata [Lightfoot, 1796]	Jp	.	5	4	6	.	1	5	8	1	.	2	3	5	.	2	.	.
Simnia rufa (Sowerby, 1832)	Sr	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	
Cymatium pileare (Linné, 1758)	Cp	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.
Hexaplex regius (Swainson, 1821)	Hr	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	1	.	.	1
Muricanthus princeps (Broderip, 1833)	Mp	.	.	.	.	.	.	.	.	4	.	.	.	.	1	.	.	1
Aspella pyramidalis (Broderip, 1833)	Ap	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	
Muricopsis zeteki Hertl. & Strong, 1951	Mz	2	1	3	5	.	1	2	1	4	.	6	3	1	1	.	2	
Bixiella micaela Radwin & d'Attilio, 1972	Bm	.	.	3	.	.	.	2	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.
Evokesia rufonotata (Carpenter, 1864)	Er	.	.	5	5	.	.	.	3	.	.	.	.	2	.	.	.	.
Homalocantha oxyacantha (Broderip, 1833)	Ho	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	2
Murexiella radicata (Hinds, 1844)	Mr	.	.	2	.	.	.	1	.	.	.	.	.	3	.	.	3	.
Murexiella vittata (Broderip, 1833)	Mv	.	.	.	2	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	2	
Corallophila costata (Blainv., 1832)	Cc	2	6	12	.	1	2	1	.	.	2	2	3	.	.	1	.	
Corallophila tuxi (Reeve, 1846)	Cn	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Corallophila macleani (Shasky, 1970)	Cm1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.
Corallophila squamosa (Broderip, 1833)	Cs	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Corallobia cumingii (H. & A. Adams, 1864)	Ccu	.	.	.	10	.	.	.	1	5	.	.	.	3	6	.	.	.
Quoyula monodonta (Blainv., 1832)	Qm	.	15	8	.	.	2	7	3	.	11	4	5	.	.	.	.	.
Thais speciosa (Valenciennes, 1832)	Ts	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.
Thais triangularis (Blainv., 1832)	Tt	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	.
Thais melones (Duclos, 1832)	Tm	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	12	.	.
Acanthina brevidentata (Wood, 1828)	Ab	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.
Cantharus ringens (Reeve, 1846)	Cri	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	3	1
Engina maura (Sowerby, 1832)	Ema	.	2	.	.	.	.	2	4	6	.	.	2	2	.	.	6	.
Engina labogensis Bartsch, 1931	Eta	.	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	.
Olivia spendidula Sowerby, 1825	Os	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	1
Mitrella elegans (Dall, 1871)	Mel	.	1	1	.	.	.	1	3	.	.	1	1	.	.	.	4	
Columbella haemastoma Sowerby, 1832	Ch	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.
Columbella fuscata Sowerby, 1832	Cf	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.
Columbella major Sowerby, 1832	Cma	.	2	1	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.
Nassarius corpulentus (C. B. Adams, 1852)	Nc	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.
Fasciolaria princeps Sowerby, 1825	Fp	.	.	.	2	.	.	.	.	1	.	.	.	.	3	.	.	5
Latirus concentricus (Reeve, 1847)	Lc	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	1
Opeatostoma pseudodon (Burrow, 1815)	Op	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.
Leucozonia cerata (Wood, 1828)	Lce	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	
Vasum cestus (Broderip, 1833)	Vc	.	.	.	.	.	.	2	1	1	.	.	.	.	2	1	.	.
Mitra lens Wood, 1828	Mle	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.
Mitra effusa Broderip, 1836	Mef	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.
Mitra tristis Broderip, 1836	Mtr	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.

Table 1 (continued).

		T1					T2					T3					T4	
		AEROPUERTO					LA AZUFRADA					PLAYA BLANCA					IS. PAT	
		A_1	B_1	C_1	D_1	E_1	A_2	B_2	C_2	D_2	E_2	A_3	B_3	C_3	D_3	E_3	IP_1	IP_2
Conus nux Broderip, 1833	Cx	.	2	3	1	.	.	3	1	.	.	.	1	1	.	.	6	.
Conus dalli Stearns, 1873	Cda	.	.	2	1	.	1	.	5	.	.	2	.	.	.	1	.	
Conus lucidus Wood, 1828	Clu	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	3	
Conus purpurascens Sowerby, 1833	Cpu	.	1	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	1	.	.	3	.
Conus brunneus Wood, 1828	Cbr	.	1	1	2	.	1	1	.	.	.	.	2	.	.	.	5	.
Conus archon Broderip, 1833	Car1	.	.	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Conus princeps Linné, 1758	Cpr	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.
Chromodoris sp.	Chr	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	1	2
Dorididae sp.	Dor	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.
Tridachiella diomedea (Bergh, 1894)	Trdi	.	3	1	.	.	.	6	1	.	.	12	.	.	.	.	.	.
Barbatia sp	BR	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	1	.	1
Barbatia alternata (Sowerby, 1833)	BA	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.
Barbatia gradata (Broderip & Sowerby, 1829)	BG	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.
Septifer zeteki Hertl. & Strong, 1946	SZ	.	2	4	.	.	.	4	4	2	.	.	3	5	.	.	.	.
Lithophaga aristata (Dillwyn, 1817)	LA	.	10	7	.	.	4	4	1	6	.	6	2	8	3	3	2	.
Lithophaga plumula (Hanley, 1844)	LP	.	5	2	1	.	.	6	4	1	1	.	3	5	6	.	5	4
Lithophaga hancocki Soot-Ryen, 1955	LH	.	1	2	.	.	.	2	1	.	.	.	1	.	.	.	.	.
Pinna rugosa Sowerby, 1835	PR	4	.	.	.	.	6	.	.	.	.	9	.	.	.	.	.	.
Pinctada mazatlanica (Hanley, 1856)	PM	.	.	1	.	1	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	2	4
Ostrea fisheri Dall, 1914	OF	.	.	.	.	4	.	.	.	.	2	.	.	.	.	3	1	6
Isognomon recognitus (Mabille, 1895)	IR	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	2	.
Lima pacifica Orbigny, 1846	LF	.	.	2	.	.	.	2	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Lima orbignyi Lamy, 1930	LO	.	.	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Plicatula sp.	PSP	.	.	3	2	2	.	.	1	4	.	.	.	.	2	.	.	.
Lyropecten subnodosus (Sowerby, 1835)	LS	.	1	5	2	.	.	.	1	.	.	.	.	3	.	1		
Argopecten circularis (Sowerby, 1835)	AC	.	.	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Spondylus calcifer Carpenter, 1855	SC	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.
Spondylus princeps Broderip, 1833	SYP	.	.	.	2	2	.	.	.	3	.	.	.	.	2	1	.	.
Chama sp.	CHB	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Pseudochama corrugata (Broderip, 1835)	PSC	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Globivenus isocardia (Verrill, 1870)	GI	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.				.
Macrocallista aurantiaca (Sowerby, 1831)	MA	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Pitar vulneratus (Broderip, 1835)	PV	.	3	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.				.
Gastrochaena ovata Sowerby, 1834	GO	.	.	1	2	.	1	3	1	.	.	.	.	2				.

The second group is formed by the stations on the outer reef flat, the inner reef flat and the upper part of the outer slope. This group is characterized by the species directly associated with corals. One of main species in this group is *Quoyula monodonta*, which Robertson (1970) has classified as a suspension feeder, but it was more recently mentioned as coral predator (Guzmán, 1988). Other species are *Jenneria pustulata*, a polyp predator (Glynn, 1983) and *Lithophaga aristata* and *L. plumula*, the main borers of coral skeleton (Cantera & Contreras, 1988). In this group are the most abundant mollusk species found in the studied areas. The numerically dominant species are the bivalves *L. aristata* (22 %), *L. plumula* (16.6 %) and *Septifer zeteki*, and the gastropods *Jenneria pustulata* (7.6 %), *Quoyula monodonta* (7.9 %) and *Coralliophila costata* (5.8 %). The other gastropod species (*Epitonium canna, Coralliophila nux, Cypraea teres*, and *Dermomurex indentatus*) normally live on the dead bases of colonies.

The third group is formed by the stations on the inner channel and on the shallower stations of the isolated patches. In these stations the molluscan fauna was represented by a large species typical of sandy bottoms (*Pinna rugosa*) or some small species inhabiting the dead bases of corals, such as *Erato galapagensis*, *Coralliophila squamosa* and *Muricopsis zeteki*).These species can be corallivorous, but under rocks should feed on gorgonians.

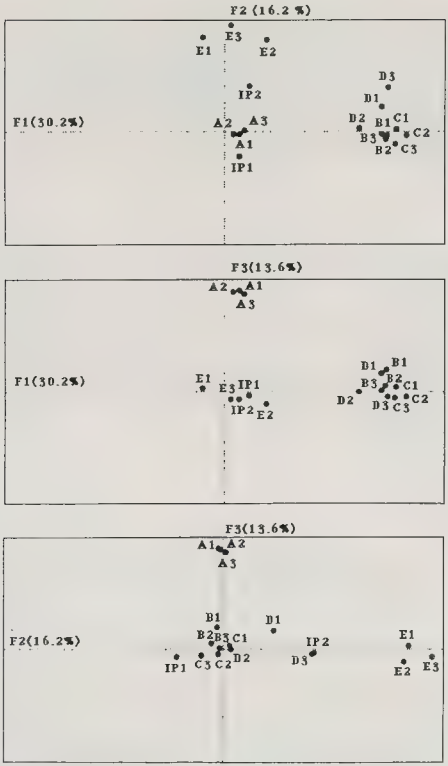


Figure 4. Ordination (principal component analysis) of zones in the space of molluscan species. A, B, C, D, E : see caption of figure 2.

The molluscs of the isolated patches are different from those found on reefs, and thus they do form two groups distinguishable from the stations located on the reefs. In fact, the principal species found on patches are normally associated with rocky areas. The shallower patches present species typical of intertidal rocky shores, such as *Thais speciosa, T. triangularis, Acanthina brevidentata, Columbella haemastoma, C. fuscata, C. major* and *Mitrella elegans*. The dominant species of the deeper patches are the gastropods *Hexaplex regius, Muricanthus princeps, Fasciolaria princeps* and the bivalve *Barbatia* sp..

Cluster analysis between the zones of the three reefs show two patterns. Three different groups are distinguished on the basis of quantitative indexes: the shallow reef (A, B, C, D) zones, the zones of isolated patches (IP1, IP2) and the deeper outer slope (E). Qualitative indexes separate the zone A from the other stations of the shallow reef. The low number of species and individuals in the inner channel and deeper outer slope influence the results of analyses.

The projection of the stations of each reef in the two major axis of a principal component analysis (Fig.4) show the same three groups. The stations of the inner reef flat (B), outer reef flat (C) and shallowest part of outer slope (D) are localized in the positive end of the axis 1 (which presents 30.2 % of the variance). The stations of the deeper outer slope are along the second axis (16.2 %). The stations of the inner channel are related to axis 3 (13.6 %). Each station of a patch differs from other stations on the reefs. There is a little similarity between the stations of inner channel and shallower patches and the deeper ones with the outer slope. These relations are explained by the effect of the depth on molluscan composition. Shallower patches share a great number of species with the intertidal rocky shores of Gorgona, and the mollusks of deep patches are similar to those of the deeper zones of the outer slope of the reefs.

Inverse analysis gives little information, since only the two first axes can be interpreted. Axis 1 (18.2 % of the variance) is represented by species living in the isolated patches and rocky shores, and along axis 2 (8.6 %) are disposed the species of the reef flat and shallow part of outer slope (positive axis) and those of the deeper outer slope.

Molluscan distribution within colonies

Few species and individuals were found on the live surface of corals. Eight prosobranchs (*Cypraea albuginosa, C teres, Jenneria pustulata, Coralliophila costata, C. nux, C. macleani, C. squamosa* and *Quoyula monodonta*), one opisthobranch (*Tridachella diomedea*) and two bivalves (*Spondylus princeps* and *Pseudochama corrugata*) were found climbing on or cemented to the branches of *Pocillopora damicornis* and *P. capitata*. *Coralliobia cumingii* was found boring the skeleton of *Pavona gigantea* and *P clavus* in zones of living polyps. Some small *Gastrochaena ovata* were boring in living branches of *Pocillopora damicornis*.

Most mollusks were associated with the dead bases of colonies. The bivalves *Lithophaga aristata, L plumula, L. hancocki* and *Gastrochaena ovata* are borers of several species of corals (Cantera & Contreras, 1988). Other bivalves (e.g., *Septifer zeteki, Pinctada mazatlanica* and *Isognomon recognitus*) are fixed to the dead bases of colonies by a byssus . The gastropods found on the dead surface of corals were mainly small species such as *Triphora* sp., *Erato galapagensis, E. scabriuscula* or medium sized as some muricids (*Bizetiella micaela* and *Evokesia rufonotata*, an thaidids) and some coralliophilids. Most of these are also inhabitants of rocky shores at Gorgona and Gorgonilla.

Correlation values (Table 2) between some biological parameters (individuals, species numbers and diversity) and measures of the coral colonies (volume and surface area) showed significant figures for individuals and species numbers and low or no significant values for H'. The number of species of coral borers are correlated only with the surface area of the colonies.

Table 2. Correlation values and significances between biological indexes (Sp No.= species number; Ind. No = individuals number, H'= Shannon Index, Sp. No (bor) = species of molluscan borers of coral colonies) and dimensions of colonies (V = volume of colony, S = surface of colony)

Parameters	r	Significance
Sp No/V	0. 54	0. 02
Ind No/V	0. 45	0. 02
Sp No/S	0. 34	0. 05
Ind No/S	0.41	0.05
H'/V	0.33	0.02
H'/S	0.24	N.S.
Sp No (bor)/V	0.06	N.S.
Sp No (bor)/S	0.37	0.02

Main trophic groups present in coral colonies

Predators of invertebrates other than corals are abundant in all zones of the reefs as well as in the patches, varying between 42 % of total individuals (inner reef flat) and 56 % (shallower patches), except in the deeper outer slope where suspension feeders (mainly bivalves) amounted to 64 %. On the studied reefs of Gorgona, other molluscan trophic groups were detritus feeders (12 %), scavengers (8 %) and coral predators (8 %).

These figures compare well with those recorded by Diaz *et al.* (1990) on the coral reefs of Santa Marta (Gulf coast of Colombia) for carnivores including scavengers (dominant with 41.0 %), and for filter feeders (33.5 %).

DISCUSSION

The distribution of mollusks on the coral reefs of Gorgona island is linked to the depth of the reefs and their structure, the latter being determined by the coral species distribution. There are characteristic assemblages for each zone but the principal species directly associated with corals, such as *Lithophaga* spp , *Jenneria pustulata, Quoyula monodonta* and *Tridachiella diomedea*, were observed in more than one zone. The only species restricted to a particular zone are those of the family Coralliophilidae: *C. squamosa* (inner channel), *C. nux* (inner reef flat), *Coralliobia cumingii* (outer slope, between 0 and 4 m) and *Coralliophila costata* which inhabit all reefal shallow zones. *Quoyula monodonta* lives in the central zones of the reef (inner reef flat, outer reef flat and outer slope between 0 and 4 m).

The main difference among mollusk assemblages is in the relative abundance of species in each zone. Following the classification and ordination analyses, species can be classified into three mains assemblages according to substrate, depth and coral reef structure:

- an inner channel assemblage, which consists of species inhabiting shallow zones and is characterized by the Eratoidae;

- an assemblage of reef flat and upper outer slope species including most species directly associated to corals and colony bases (cypraeids and muricids);

- and an assemblage related to the lower outer slope, and including species associated to corals, such as *Spondylus* and species living normally in sandy zones deeper than the reef (*Strombus* and *Vasum*).

Species of the patches are separated in two groups: the shallow species group clustering with the species of the inner channel, and the deep species group clustering with the species of the lower part of the outer slope.

All these assemblages present, however, a lot of overlap among them and with other assemblages in coastal environments at Gorgona (sandy beaches, rocky shores) because of the complex of physical and biological factors playing an important role in the molluscan distribution. According to the results of multivariate analyses these factors acting in different ways in each zone should be: depth, light, turbidity, substrate, competition and natural perturbations. Depth was found very important for an assemblage of mollusks from Chagos in the Indian ocean (Sheppard, 1984). Instead, Reichelt (1982) has demonstrated that space is not a limiting factor for the most abundant coral mollusks because the cavities have a relatively great surface and can be utilised as refuge by some species simultaneously. Diaz *et al.* (1990) even considered the abundance of cryptic habitats as the main factor of abundance of mollusks on the reef of Santa Marta, on the Atlantic coast of Colombia.

The species diversity of mollusks along the transects is relatively high (Shannon index varying between 2.5 bits/ind in the deeper outer slope and 4.9 on the reef flat) and their evenness index also (varying between 0.84 and 0.88 in the reef zones and 0.92 in the shallower patches) compared with the values found for corals species in the same zones (Cantera, 1983). Shannon index between 0.41 (inner channel) and 1.15 (upper part of the outer slope), and evenness index between 0.35 (inner channel) and 0.68 (outer reef flat). Values of diversity obtained from coral cover data (Prahl *et al.*, 1988) are similar (0.30 bits/ind in the inner channel and 1.95 in the reef flat).

These two trends are consistent with the environmental conditions of Gorgona island. Several local phenomena (upwelling of Panama bight, El Niño, and periods of high sedimentation) cause disturbances of hydrological conditions (mainly temperature and turbidity). These disturbances result in a lowering of the number of coral species and of their diversity, and consequently cause an increase in the dominant species. Glynn *et al.* (1982) have reported high dominance of *Pocillopora damicornis* before the El Niño event of 1982-1983; and Prahl *et al.*, 1988, recorded bleaching and death of corals during this period, and an increase in the dominance of *P. capitata* afterwards.

Most of mollusks that inhabit the coral reefs of Gorgona use the dead bases of corals mainly as substrate or refuge against hydrological variations and predation, some species, normally living in other biotopes can occupy coral reefs without using the corals as food. They are feeding in other groups of invertebrates, mainly inhabitants of the dead bases of dead and living colonies. In this way the molluscan assemblages as well as other assemblages of macroinvertebrates are thriving. Coral cavities are biologically stable and reduce the variations of hydrological conditions, and the interspecific competition is more for substrate than for food.

The structure of the molluscan assemblages of coral reefs of Gorgona are similar to other assemblages in other geographic areas particularly the Red Sea, Indian Ocean and West and Central Pacific.

Mastaller (1978) recorded 110 species of molluscs from coral environments of Port Sudan (Red Sea). On these reefs, there is an inner zone with boulders having molluscan assemblages on their surface and beneath them. As at Gorgona, there are relatively few molluscan species directly associated with living corals and the main taxa are the same as on Gorgona (*Quoyula monodonta* = *Q. madreporarum*; *Lithophaga* spp. and *Gastrochaena* sp.). Contrasting with Gorgona, the reef flat at Port Sudan has a relatively low number of molluscan species.

Thomassin and Galenon (1978) have reported a characteristic assemblage of 102 species between the boulder tracts of several coral reefs of Tulear (Madagascar). The principal species of this assemblage are also dominant in the dead bases as in corals of Gorgona, and some belong to the same genera: *Morula*, *Engina* and *Mitra*. There is a dominance of suspension feeders. This group and the group of predators are the most abundant trophic groups in the coral reefs of Gorgona.

Along transects in the intertidal part of reefs at Fangataufa (Tuamotu, French Polynesia), Salvat (1970) recorded only 34 species of prosobranch gastropods and 10 of bivalves (against 73 gastropods and 24 bivalves at Gorgona) belonging generally to the same genera as in the reefs of Gorgona. The dominant trophic guilds are the herbivores and the carnivores.

On the coral barrier reef of Moorea (French Polynesia), Richard (1973) has found 76 species of 34 families with high densities (6.3 ind./m^2) but as on Gorgona reefs, only two species (*Cypraea obvelata* and *Cerithium piperitum*) represent more than 70 % of the total number of individuals. The species belong to the same taxa as at Gorgona and their habitats are also similar, the inner channel having the lowest number of species. The dominant trophic groups are grazers and detritivores.

In corals of the Western Indian ocean, Taylor (1971) recorded 51 species (27 prosobranch gastropods and 24 bivalves) and two main types of molluscan assemblages, depending directly on living corals and the other with mollusks using corals only as substrate. As at Gorgona, the species of this last assemblage are also inhabitants of neighbouring substrates devoid of corals. The coral-associated mollusks amount only to 22.8 % of the total molluscan species.

In conclusion, there exists, at least in Pacific and Indian Ocean waters, a well defined coral-associated molluscan fauna, as shown by Morton (1983) for Indo-Pacific bivalves This fauna is not strongly zoned at least in the central zones of the reefs, and lives on various coral species and at various depths as seen in clusters and principal components analyses. Species of Coralliophilidae, Cypraeidae, Gastrochaenidae and some Mytilidae (*Lithophaga* spp.) may inhabit the living parts of the corals, and several species of Cypraeidae, Muricidae, Coralliophilidae, Buccinidae, Columbellidae, Mitridae and Conidae (and some other less common families) occur in the dead bases. Most species, however, do not feed directly on corals, and use them only as refuge or substrate, preying upon the benthic fauna of the coral bases or feeding on coral mucus or suspended organic matter.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to Bernard Thomassin, Centre d'Océanologie de Marseille, France; Fernando Zapata R., Universidad del Valle, Cali, Colombia, and Rudo von Cosel, Museum national d'Histoire naturelle, Paris, for advices and comments about this paper, and to Raul Neira for his help with the collection of data. The Commision of the European Communities (CEE) supported a fellowship to the first author to develop ecological studies about coastal ecosystems of Pacific Coast of Colombia.

REFERENCES

Abele L.G. & Patton W K , 1976. The size of corals heads and the community biology of associated decapod crustaceans. *Journal of Biogeography*, 3: 1-13

Borrero F , Contreras R. & Cantera J.R., 1986. La Superfamilia Muricacea en la costa Pacífica colombiana y la isla de Gorgona. In: *Isla de Gorgona*, (H. von Prahl & M. Alberico, eds) Banco Popular & Univ. del Valle: 131-146.

Cantera J.R., 1983. Distribution des peuplements de scléractiniaires sur un récif frangeant de l'île de Gorgona (Côte Pacifique de Colombie). *Téthys*, Marseille, 11: 25-31.

Cantera J.R. & Contreras R., 1988. Bivalvos perforadores de esqueletos de corales escleractiniarios de la isla de Gorgona, Pacífico colombiano. *Revista de Biologia tropical*, 36: 151-158.

Cantera J.R , Prahl H. von, Escobar J C & Peña E , 1989. Sistemática de los corales del género *Pocillopora* del Pacífico colombiano utilizando taxonomía numérica. *Revista de Biologia tropical*, 37: 23-28.

Cantera J.R., Rubio E A , Borrero F J., Contreras R., Zapata F. & Buttkus E., 1979. Taxonomía y distribución de los moluscos litorales de la isla de Gorgona. In: *Gorgona*, (H. von Prahl, F Guhl & M Grögl, eds). Univ. de los Andes, Bogotá: 141-167.

Cosel R. von, 1986. Moluscos marinos de la isla de Gorgona (Costa del Pacífico colombiano). *Anales del Instituto de Investigaciones marinas de Punta de Betin*, Santa Marta, **14**, 1984: 175-257.

Diaz J.M., Escobar L. A. & Velasquez L.E., 1990. Reef associated molluscan fauna of the Santa Marta area, Caribbean coast of Colombia. *Anales del Instituto de Investigaciones marinas de Punta de Betin*, Santa Marta, **19-20**: 173-196.

Glynn P.W., Prahl H. von & Guhl F., 1982. Coral reefs of Gorgona island, Colombia with special reference to corallivores and their influence on community structure and reef development. *Anales del Instituto de Investigaciones marinas de Punta de Betin*, Santa Marta, **12**: 185-214.

Guzmán H.M., 1988. Feeding activity of the corallivorous gastropod *Quoyula monodonta* (Blainville). *Revista de Biologia tropical*, 36 (2A): 209-212.

Hadfield M.G., 1976. Molluscs associated with living tropical corals. *Micronesica*, **12**: 133-148.

Mastaller M., 1978. The marine molluscan assemblages of Port Sudan, Red Sea. *Zoologische Mededelingen*, **53**: 117-144.

McClanahan T.R., 1989. Kenyan coral reef-associated gastropod fauna : a comparison between protected and unprotected reefs. *Marine Ecology, Progress Series*, **53**: 11-20.

McClanahan T R , 1990 Kenyan coral reef-associated gastropod assemblages : distribution and diversity patterns. *Coral Reefs*, **9**: 63-74.

Morton B., 1983. Coral associated bivalves of the Indo-Pacific, In: *The Mollusca*, (K. M. Wilbur, ed.). Academic Press, Vol.6: 139-224.

Patton W.K., 1976. *Animal associates of living reef corals* In: *Biology and geology of coral reefs* (D. A Jones & R. Endean, eds.). Academic Press, Vol. 3, Biology 2: 1-36.

Pérès J.M & Picard J., 1964. Nouveau manuel de Bionomie benthique de la mer Mediterranée. *Recueil des Travaux de la Staion marine d'Endoume*, Marseille, **47** (Bull. 31): 1-135.

Pielou E.C , 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of theoretical Biology*, **13**. 131-144.

Prahl H. von & H Erhardt, 1985. *Colombia, corales y arrecifes coralinos*. Editorial Presencia Ltda., Bogota: 295 pp.

Prahl H. von, Escobar J.C. & Peña E., 1988. Diversidad de especies de un arrecife de coral de la isla de Gorgona, Pacifico colombiano. *Memorias del VI Seminario nacional de Ciencias y Tecnologia del Mar*, Bogotá: 571-577.

Prahl H. von, Guhl F. & Grögl M., 1979 Gorgona. Futura Grupo Editorial Ltda , Bogotá: 279 pp.

Rees W.J., 1967. A brief study of the symbiotic association of Cnidaria with Mollusca. *Proceedings of the Malacological Society of London*, **37**: 213-231.

Reichelt R.E., 1982. Space A non limiting ressource in the niches of some abundant coral reef gastropods. *Coral Reefs*, **1**: 3-11.

Richard G., 1973 Abondances et dominances des mollusques dans un écosystème corallien (Mooréa, Polynésie française). *Bulletin du Museum national d'Histoire naturelle*, **3**: 309-313.

Rios R., 1987. La fauna asociada al coral vivo *Pocillopora damicornis* en la isla de Gorgona, Pacífico colombiano. *Revista de la Asociación colombiana de Ciencias biológicas*, **4**: 22-26.

Robertson R., 1970. Review of the predators and parasites of stony corals, with special reference to symbiotic prosobranch gastropods. *Pacific Science*, **24**: 66-83.

Salvat B , 1970. Etudes quantitatives (comptages et biomasses) sur les mollusques récifaux de l'atoll de Fangataufa (Tuamotu-Polynésie). *Cahiers du Pacifique*, **14**: 1-58.

Shannon C E. & Weaver W., 1963 The mathematical theory of communication. Urbana Univ. Press: 159 pp.

Soliman G.N , 1969 Ecological aspects of some coral-boring gastropods and bivalves of the northwestern Red Sea. *American Zoologist*, **9**. 887-894.

Sheppard A.L.S., 1984. The molluscan fauna of Chagos (Indian Ocean) and an analysis of its broad distribution patterns. *Coral Reefs*, **3**: 43-50.

Stoddart D.R., 1969. Ecology and morphology of recent coral reefs. *Biological Review*, **44**: 433-498.

Taylor J.D., 1971. Reef associated molluscan assemblages in the Western Indian ocean. *Symposium of the Zoological Society of London*, **28**: 501-533.

Thomassin B.A. & Galenon P., 1977. Molluscan assemblages on the boulder tracks of Tulear coral reefs (Madagascar). *Proceedings of the Third international Coral Reef Symposium*, Miami, USA: 247-252.

Yonge C.M., 1974. Coral reefs and molluscs. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 69: 147-166.

Young P.S., 1986 Analise qualitativa e quantitativa da fauna associada a corais hermatípicos (Coelenterata, Scleractinia) nos recifes de João Pessoa, PB. *Revista brasileira de Biologia*, 46: 99-126.

Senilia (Bivalvia: Arcidae) et *Anazola* (Gastropoda: Olividae) dans le Miocène d'Angola et de France, témoins d'une paléo-province Ouest-Africaine

Pierre LOZOUET [1] *et Didier GOURGUES* [2]

ABSTRACT

Senilia (Bivalvia: Arcidae) and _Anazola_ (Gastropoda: Olividae) from the Miocene of Angola and France, evidence for a Palaeo-West-African province

Senilia and _Anazola acuminata_ group are typical West-African elements; they are recorded from the Miocene in France and Angola. The Miocene species, _Anazola major_ from Europe and _Anazola_ sp. from Angola, are closely related to the recent species _Anazola acuminata_. This confirms the hypothesis of a Palaeo-West-African province (Euro-West-African Province) since the Miocene, already supported by the occurence of similar faunas during the Miocene in Europe and West-Africa and by the appearance of characteristic Neogene Euro-West-African taxa in Europe during the upper Oligocene.

RESUME

Senilia et le groupe d'_Anazola acuminata_ sont des éléments typiques de l'Afrique Occidentale; ils sont signalés dans le Miocène de France et d'Angola. La parenté d'_Anazola major_ du Miocène européen et _Anazola_ sp du Miocène angolais avec l'espèce récente _Anazola acuminata_ est reconnue. Ceci renforce l'hypothèse de l'existence d'une paléo-province Ouest-Africaine (province Euro-Ouest-Africaine) dès le Miocène, déjà suggérée par la similitude des faunes du Miocène d'Europe et d'Afrique de l'Ouest et par l'apparition des l'Oligocène supérieur en Europe, de taxons caractéristiques des faunes du Néogène Euro-Ouest-Africain.

INTRODUCTION

Les sites du Miocène inférieur (Burdigalien) de Gironde, comme ceux de la plupart des bassins du Néogène européen, sont signalés de longue date et les faunes de mollusques, très tôt décrites (Basterot, 1825), sont bien connues. La connaissance que nous avons des faunes marines du Miocène d'Afrique occidentale est beaucoup plus réduite. En fait, les plus fidèles témoins se trouvent localisés à l'une des extrémités de l'actuelle province tropicale Ouest-Africaine, en Angola, et les faunes recueillies sont infimes comparées à celles du domaine européen. De récentes campagnes de fouilles dans le bassin d'Aquitaine et la découverte d'un nouveau site en Angola ont permis le recensement d'assez nombreux mollusques, nouveaux ou peu connus auparavant dans ces régions. Dans ces faunes nous avons relevé deux taxons remarquablement proches d'espèces actuelles d'Afrique de

[1] Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de B I M M , 55 rue de Buffon F-75005 Paris, France

[2] rue Paulin, F-33000 Bordeaux, France

l'Ouest. L'un de ces taxons appartient à un genre reconnu pour la première fois au Tertiaire. Les hypothèses sur l'ancienneté de la paléo-province de l'Afrique occidentale trouvent une nouvelle confirmation.

SYSTEMATIQUE

Famille **Arcidae**

Genre ***Senilia*** Gray, 1842 (espèce-type: *Arca senilis* Linné, 1758 ; Désignation subséquente, S. Gray, 1847). *Senilia* est un genre monospécifique de la province Ouest-Africaine.

Senilia senilis (Linné, 1758) - Figs 1-6.

1758 *Arca senilis* Linné: 694.
1993 *Senilia senilis* (Linné) - Oliver et Cosel: 356, pl. 8 figs 1A-B, 2-3; fig. 49.

Matériel examiné. Miocène inférieur (Burdigalien) France, Gironde, Saucats (Pont-Pourquey), 1 valve droite (coll D &D. Gourgues, Bordeaux); Miocène moyen d'Angola: Benguela, au km 7 de la route de Baia Azul, 2 valves, une valve gauche et une valve droite (coll. S. Gofas, MNHN-Paris).

Description de la* Senilia *de Pont-Pourquey

La valve de taille moyenne, globuleuse, subtrigone, possède un test particulièrement épais. Malgré l'usure et une cassure, le côté antérieur apparaît beaucoup plus court et plus large que le côté postérieur qui est très obliquement tronqué. En vue dorsale on distingue une douzaine de larges côtes. En vue ventrale le crochet très gonflé est fortement prosogyre. La zone ligamentaire et la charnière sont très développées; la charnière est particulièrement large et massive. Les impressions musculaires sont très marquées. L'empreinte du muscle adducteur antérieur est plus large que celle du muscle postérieur. La ligne palléale, très bien dessinée, est écartée du bord de la coquille grossièrement crénelé.

Dimensions : Hauteur: 37 mm Largeur:40 mm

Remarques

Le site de "Pont-Pourquey" se situe au sommet de la série type du Burdigalien. Il est inclus dans la Réserve Naturelle Géologique de Saucats-La Brède. L'unique valve recueillie est légèrement pyritisée. Elle a été trouvée dans un filet coquillier des niveaux supérieurs de la coupe. Le gastéropode Batillariidae *Granulolabium pictum* (Basterot, 1825) dont le descendant actuel, *Granulolabium diemenesis* (Quoy et Gaimard, 1834), vit le long du littoral sud-australien sur fonds sablo-vaseux, très calmes, dans la zone des marées (Lozouet, 1986) est très abondant dans ces niveaux. Les *Granulolabium pictum* de Pont-Pourquey présentent une nette usure et ont donc subi un léger transport avant d'être accumulés en compagnie d'autres mollusques très littoraux voire saumâtres et fluviatiles en laisses de plage.

Le site angolais du km 7 de la route de Baia Azul a été découvert par S. Gofas et J. Pinto Afonso en 1980. La conservation de la malacofaune est exceptionnelle pour l'Afrique de l'Ouest. Le prélèvement effectué renferme 68 espèces (37 Bivalvia, 30 Gastropoda et 1 Scaphophoda). C'est une faune de fonds sableux qui témoigne d'un environnement calme et peu profond (quelques mètres tout au plus). L'association est dominée par l'endofaune (plusieurs espèces de grandes *Turritella*, Veneridae, Mactridae et Carditidae) et les principaux mollusques prédateurs sont des Naticidae et des Turridae. On remarque également la présence du genre *Pseudoliva* (Gastropoda, Pseudolividae) qui est actuellement restreint à cette portion des côtes de l'Afrique Occidentale.

Figures 1-6. *Senilia senilis*: 1-2, Angola (Benguela), Miocène moyen, coll. Gofas (MNHN), longueur = 43 mm; 3-4, France (Saucats, Pont-Pourquey), Miocène inférieur, coll. Gourgues, longueur = 40 mm, 5-6, Sénégal, coll. MNHN, longueur = 46 mm

Discussion

Les *Senilia* miocènes ont en commun de posséder une aire ligamentaire très développée et un test particulièrement épais. D'après les collections du Muséum (MNHN-Paris), on trouve le long des côtes de l'Afrique de l'Ouest des populations de *Senilia senilis* tout-à-fait comparables (Figures 5-6) mais également des spécimens présentant un test beaucoup plus fin, une forme plus arrondie et une aire ligamentaire moins développée. Ces différents morphes actuels ont été considérés comme l'expression de la variabilité d'une seule espèce (Oliver et Cosel, 1993). Compte tenu de notre matériel réduit, nous estimons donc préférable de rapporter les *Senilia* miocènes à l'espèce actuelle *Senilia senilis*.

Famille **Olividae**

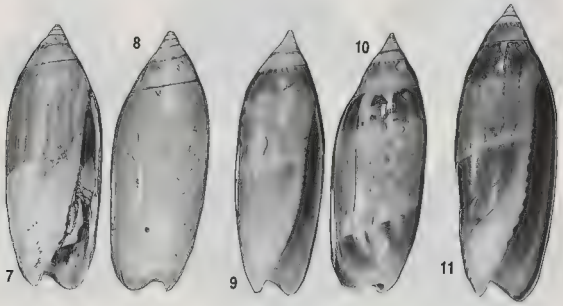
Genre ***Anazola*** Gray, 1853 (espèce-type. *Oliva acuminata* Lamarck, 1810; Désignation subséquente, Fischer 1883)

Anazola groupe deux ou trois espèces en Afrique de l'Ouest et une espèce du Miocène aquitain y est parfois classée (*A. clavula*) *Anazola* est souvent rapproché du genre *Agaronia* Gray, 1853 dont il se distingue par un bord columellaire presque rectiligne et une ouverture beaucoup plus étroite.

Anazola major (Bellardi, 1882) - Figs 7-8

1882 *Olivella major* Bellardi: 215, pl. 12 fig. 29.
1900 *Oliva major* (Bellardi) - Ivolas et Peyrot: 120.
1954 *Olivancillaria clavula* (Lamarck) - Glibert: 356, pl. 1 fig. 6.
1981 *Olivella major* Bellardi - Ferrero, Montefameglio, Pavia et Tampieri: 135, pl. 35 fig. 7.

Matériel examiné: Miocène inférieur (Burdigalien) Gironde, Pessac (Cap de Bos), 27 ex dont 2 ex leg Lhaumet (coll Lozouet et Maestrati, MNHN-Paris), 5 ex (coll Gourgues), 7 ex (coll. Renard); Cestas, 1 ex (coll Gourgues) Miocène moyen? Landes, Saubrigues. 3 ex (coll Lozouet et Maestrati, MNHN-Paris)



Figures 7-8. *Anazola major*, France (Pessac, Cap de Bos), Miocène inférieur, coll. Lozouet et Maestrati (MNHN), hauteur = 31mm
Figures 9-11. *Anazola acuminata*: 9-10, Golfe de Guinée, São Tomé, Baia de Ana de Chaves, coll. Marche-Marchad (MNHN), Hauteur – 45 mm, 11, Gabon, Port-Gentil, réc C Chevalier (MNNH), Hauteur – 61 mm

Remarques

Le gisement de "Cap de Bos", proche stratigraphiquement des niveaux supérieurs de la coupe de "Pont-Pourquey" a été découvert lors du creusement d'un bassin. La base de la coupe est formée de sables plus ou moins fins à nombreux lits de mollusques roulés, parfois empilés, qui témoignent d'un environnement de bas de plage soumis à l'influence d'un cours d'eau comme l'attestent la présence de mollusques fluviatiles (Unionidae, *Theodoxus*, *Melanopsis*, *Brotia*) et lagunaires (*Terebralia*, *Potamides*, *Polymesoda*). Il est à noter que certaines *Terebralia* (genre actuellement limité au mangrove de la province Indo-Ouest Pacifique) de "Cap de Bos" présentent l'usure en biseau caractéristique d'une attaque en milieu réducteur de type mangrove (Philippon et Plaziat, 1975). On peut relier ce fait à l'abondance de nombreux débris charbonneux indiquant donc à proximité de "Cap de Bos", en parallèle à un dépôt réducteur, un couvert ligneux. Ces éléments insitent à poser la question de la présence d'une mangrove au Burdigalien qui, en l'absence de donnée sur la composition floristique, reste hypothétique.

Discussion

Cette espèce n'a jamais été signalée en Aquitaine, elle est cependant commune dans le site de "Cap de Bos" découvert récemment. Parmi les "olives" classiques du Miocène aquitain (*Olivella nilotida* (Duclos, 1835), *Oliva* (*Strephona*) *dufresnei* Basterot, 1825, *Agaronia plicaria* (Lamarck, 1810), *Anazola clavula* (Basterot, 1825) est le taxon le plus proche. *Anazola clavula* est une espèce très commune dans le Miocène inférieur et dans l'Oligocène supérieur d'Aquitaine, *Anazola major* s'en distingue par une spire plus courte et des plis columellaires beaucoup plus forts qui s'étendent à la partie pariétale.

Anazola major a été décrite du Miocène moyen d'Italie (Bellardi, 1882, Ferrero Mortara *et al.*, 1981); elle est également signalée dans le Miocène moyen de Touraine (Ivolas et Peyrot, 1900) et figurée sous le nom *Olivancillaria clavula* par Glibert (1954). Il est aussi probable que l'*Anazola* du Miocène d'Angola figurée par Douvillé (1934) sous le nom d' *Oliva subclavula* d'Orbigny, 1852 (= *clavula* Basterot) et que nous dénommons *Anazola* sp. soit en fait proche d'*Anazola major*. *Anazola* sp. d'Angola a une spire plus courte qu'*Anazola clavula* et la description des plis columellaires qui est donnée par Douvillé (1934) correspond à celle d' *A. major*.

Anazola major est remarquablement proche de l'espèce ouest-africaine *A. acuminata* (Figs 9-11) dont elle est vraisemblablement l'ancêtre.

BIOGEOGRAPHIE ET ECOLOGIE DE *SENILIA* ET *ANAZOLA*

Senilia senilis est un des bivalves fouisseurs les plus grands et les plus répandus sur les côtes de l'Afrique de l'Ouest du nord du Sénégal au nord de l'Angola (Oliver et Cosel, 1993) avec une population isolée en Mauritanie sur le "Banc d'Arguin" (Wolff *et al.*, 1987). Son aire de distribution était un peu plus étendue lors des phases chaudes du Quaternaire et comprenait, sans discontinuité, les côtes mauritaniennes et le sud de l'Angola. Dans les dépôts du Quaternaire récent de Mauritanie et en particulier durant le Nouakchottien (5 500 ans B.P.), elle abonde au point de former une terrasse côtière sur environ 1 200 km (Debenay *et al.*, 1987). En dehors de cette région, on note une citation dans le Quaternaire ancien de Tarfaya, au sud du Maroc (Lecointre, 1963) et une indication de la présence de valves fossiles dans la région de Marseille qui proviendraient de dépôts tyrrhéniens remaniés (Paulus et Mars, 1941). La présence de *Senilia* dans la Méditerranée quaternaire n'a cependant jamais été confirmée et on peut aussi envisager que les *Senilia* ont été remaniées de dépôts du Miocène inférieur qui sont bien représentés dans la région.

Senilia senilis vit dans les sédiments meubles où elle s'enfonce superficiellement au moyen de son large pied (Yonge, 1955). Elle occupe des fonds sablo-vaseux très calmes, souvent au voisinage des mangroves, dans des estuaires ou des lagunes, soumis à l'influence des marées et aux changements de salinité. Elle tolère aussi bien les salinités réduites que les eaux hyper-halines et affectionne préférentiellement la zone intertidale inférieure (Oliver et Cosel, 1993). Au sud de Dakar l'espèce vit dans les lagunes et les estuaires (Debenay et Sy, 1989). Zabi et Le Loeuff (1992) ont synthétisé les études sur *Senilia*. Ils notent que l'espèce se rencontre à des profondeurs inférieures à 5 mètres, voire sur des bancs découverts à marée basse, en eaux toujours calmes de salinité comprise entre 10 et 28 ‰ mais peut supporter des sursalures de 50 ‰.

Anazola acuminata est connue actuellement avec certitude depuis l'Angola jusqu'au Sénégal et elle est présente en Mauritanie au Nouakchottien. C'est une espèce sabulicole qui paraît cantonnée à la partie supérieure de l'étage infralittoral et peut se rencontrer dans des biotopes estuariens, en milieu saumâtre (Rosso, 1976). *Anazola acuminata* est commune sur les grands bancs de sables grossiers légèrement vaseux à l'entrée de la baie de Mussulo (Angola) (Gofas *et al*, 1986). Ce type de biotope correspond bien au dépôt de "Cap Bos" dans lequel *Anazola major* a été trouvée.

CONCLUSION ET OBSERVATIONS PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUES

La découverte de *Senilia* dans le Miocène inférieur d'Aquitaine et dans le Miocène moyen d'Angola étend donc considérablement la longévité connue du genre et, dans une moindre mesure, son aire de distribution passée. C'est aussi un témoin ténu d'environnement calme, très peu profond, lagunaire, qui existait à la fin du cycle burdigalien en Gironde le long d'un littoral peut-être bordé de mangroves, ainsi que l'atteste l'usure de certains *Terebralia*.

Les *Anazola* reconnues dans le Miocène français et angolais sont très proches de l'espèce moderne ouest-africaine *A. acuminata*. Il apparaît aussi qu'*Anazola major* vivait vraisemblablement dans le même biotope qu' *A. acuminata*, c'est-à-dire sur des fonds sableux de l'infralittoral supérieur pouvant être soumis à des changements de salinité. *Anazola* et *Senilia* sont aujourd'hui

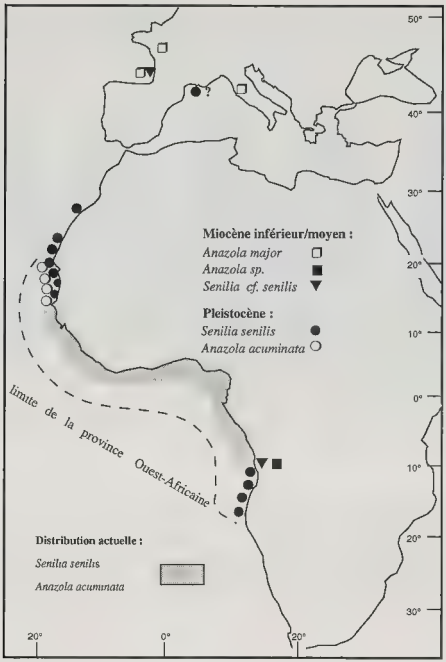


Figure 12. Distribution récente et fossile des genres *Senilia* et *Anazola* de l'Est Atlantique et de la province Ouest-Africaine

largement répandues dans la province Ouest-Africaine (Fig 12) Leur présence dans le Miocène inférieur et moyen d'Europe et d'Afrique de l'Ouest serait un argument en faveur de l'existence d'une paléo-province beaucoup plus étendue.

La province tropicale Ouest-Africaine moderne a été définie, sur la base des mollusques (Woodward, 1856) dans les limites suivantes: de la Mauritanie (Cap Blanc) à l'Angola. Oliver et

Cosel (1993) ont précisé l'extension de cette province (Fig. 12), elle s'étend de Rio de Oro (Sahara Occidental, 23°N) à Baia dos Tigres (Sud de l'Angola, 17° S). Très tôt les paléontologues (Dollfus, 1888) ont noté les affinités des faunes du Néogène européen et notamment du Pliocène de l'Europe du sud avec les faunes de l'Afrique occidentale. Récemment les relations de la province ouest-africaine avec les principaux ensembles faunistiques tropicaux actuels et les faunes du Néogène européen ont été évaluées d'après les bivalves en utilisant un indice d'affinité générique (Cosel, 1993; Cosel, en préparation). L'indice le plus élevé est obtenu avec le Pliocène méditerranéen. Certains auteurs vont plus loin et considèrent qu'au Miocène une même province faunistique s'étendait depuis la façade atlantique française jusqu'au sud de l'Angola (Brébion, 1974). Les fortes similitudes entre les faunes du Miocène moyen d'Angola et celles du Néogène européen sont effectivement évidentes (Douvillé, 1934; Brébion, 1983) et les faunes de mollusques déterminées dans le Miocène inférieur (Burdigalien) de Casamance et de Guinée-Bissau présentent une nette parenté avec les faunes du Miocène angolais (Lappartient, 1985) et du Miocène inférieur européen. Tout ceci conforte l'hypothèse d'une paléo-province Ouest-Africaine, dénommée province Euro-Ouest-Africaine (Lozouet, 1991), déjà en place au Miocène inférieur, ce qui rejoint l'opinion d'anciens auteurs (Dollfus, 1909). Au Miocène inférieur et au Miocène moyen la province Euro-Ouest-Africaine atteint vraisemblablement son extension maximale, ainsi que l'indiquent *Senilia* et *Anazola*. C'est aussi durant cette période qu'apparaît le genre *Spinucella* (Gastropoda, Muricidae) que l'on retrouve ensuite au Plio-Pleistocène en mer du Nord, le long des côtes marocaines et en Afrique du Sud (Vermeij, 1993). Autant de points qui témoignent peut-être d'une distribution passée bien plus importante. L'initialisation de la province Euro-Ouest-Africaine est clairement datée par l'apparition dans le domaine européen dès l'Oligocène supérieur (Chattien du bassin d'Aquitaine notamment) de groupes caractéristiques de cette province (chez les gastéropodes: *Amaurellina* s.l. *Protoma, Trona, Neverita, Purpurellus, Cyllene, Dorsanum, Oliva* (*Strephona*), *Tudicla* s.l., *Clavatula, Perrona, Genota*; chez les bivalves: *Tugonia, Linga*) dont certains ont actuellement des descendants florissants sur les côtes de l'Afrique de l'Ouest (*Trona, Cyllene, Dorsanum, Clavatula, Perrona, Tugonia*) et qui sont pour la plupart présents dans le Miocène moyen d'Angola (*Protoma, Amaurellina* s.l., *Neverita, Trona, Purpurellus, Oliva* (*Strephona*), *Clavatula, Perrona, Genota, Linga*).

REMERCIEMENTS

Nous remercions S Gofas et J. Pinto Afonso pour la collecte et la communication du matériel d'Angola P. Renard et J Lhaumet nous ont communiqué des Olividae d Aquitaine. Rudo von Cosel, N. Limondin et P Maestrati ont revu le manuscrit

BIBLIOGRAPHIE

Basterot de B , 1825 Description Géologique du bassin Tertiaire du sud-ouest de la France *Mémoires de la Société d'Histoire Naturelle de Paris* **2** : 1-100.

Bellardi L , 1882 I Molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria. Parte 3 Gastropoda. *Memorie della Reale Accademia delle Scienze di Torino* **34** : 219-469

Brébion Ph., 1974. Les Gastéropodes du Miocène atlantique. *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières* **78**(1) : 279-285.

Brébion Ph , 1983. Etude d'une faune de Gastéropodes Miocènes Récoltés par M. M. Feio dans le Sud de l'Angola. *Comunicações dos Serviços Geologicos de Portugal* **63**(1) : 161-171.

Cosel R. von, 1993 Aspects zoogéographiques des mollusques bivalves de l'Atlantique tropical vus à partir de l'Afrique occidentale. Mémoire d'Habilitation, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 71 p.

Cosel R. von, (en preparation). Seashells of Tropical West Africa Marine Bivalve Mollusca from Rio de Oro to southern Angola, Orstom/Hemmen

Debenay J.-P , Bellon Y & Hebraud L , 1987 La biologie d'un mollusque actuel (*Anadara senilis*) appliquée à la paléontologie du Quaternaire récent du bassin sénégalo-mauritanien. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris **305** série II : 807-810

Debenay J.-P. & Sy I., 1989 Production annuelle de coquilles par *Anadara senilis* (mollusque ouest-africain) Application à la durée d'édification de la terrasse nouakchottienne. *Bulletin de la Société Géologique de France* **5**(6) : 1227-1234

Dollfus G , 1888 Une coquille remarquable du falun de l'Anjou *Melongena cornuta* Agassiz. *Bulletin de la Société d'Etudes Scientifiques d' Angers* : 1-34

Dollfus G., 1909 Essai sur l'étage Aquitanien. *Bulletin pour Servir d'Explication à la Carte Géologique de France* 19, **124** : 379-506

Douvillé H., 1934 Contribution à la Géologie de l'Angola. Le Tertiaire de Loanda *Boletim do Museu e Laboratorio Mineralogico e Geologico da Universidade de Lisboa* **1** · 63-118

Ferrero Mortara E., Montefameglio L , Pavia G. & Tampieri R , 1981. Catalogi VI Catalogo dei Tipi e degli esemplari figurati della collezione Bellardi e Sacco Parte 1 327 p , Museo Regionale di Scienze Naturali (Torino).

Glibert M. 1954. Gastéropodes du Miocène moyen du Bassin de la Loire Deuxième Partie *Mémoire de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* (2) **46** : 243-450.

Gofas S., Pinto Afonso J. & Brandão M , [1986] Coquillages et Mollusques d'Angola 135 p. Univ. Agostinho Neto/Elf Aquitaine

Ivolas J. & Peyrot A., 1900., Contribution à l'Etude Paléontologique des Faluns de la Touraine. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux* **55**(2) : 99-130

Lappartient J.-R , 1985 Le "Continental terminal" et le Pleistocène ancien du bassin Sénégalo-Mauritanien Thèse de Doctorat, Univ. Aix-Marseille, 294 p.

Lecointre G., 1963 , Recherches sur le Néogène et le Quaternaire marins de la côte atlantique du Maroc *Notes et Mémoires du Service Géologique*, Rabat **174** : 1-75.

Lozouet P., 1986 Redéfinition des genres *Potamides* et *Pirenella* (Gastropoda Prosobranchia) à partir des espèces actuelles et fossiles Implications phylétiques et Biogéographiques. *Annales de Paléontologie* **72**(3) : 163-210.

Lozouet P., 1991 Mollusca Gastropoda *Eumitra* récentes de la région néo-calédonienne et *Charitodoron* fossiles de l'Oligocène supérieur d'Aquitaine (Mitridae). *In* Résultats des Campagnes Musorstom, volume 7 (A. Crosnier & P. Bouchet eds). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* (A) **15** : 205-222

Oliver P.G. & Cosel R. von, 1993. Taxonomy of Tropical West African Bivalves. IV. Arcidae. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* Paris (4) **14**(2) : 293-381

Paulus M. & Mars M , 1941 Guide Malacologique des Environs de Marseille *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* Marseille **1**(1) : 47-66

Philippon J. & Plaziat J C , 1975 Rôles respectifs de la corrosion et des Cryptogames perforantes dans la destruction des coquilles de Mollusques des mangroves. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* Paris **281** série D : 617-620.

Rosso J.-C., 1976. Mollusques du Nouakchottien de Mauritanie atlantique. D E S., Univ. Lyon, 535 p

Vermeij G , 1993 *Spinucella*, a new genus of Miocene to Pleistocene Muricid gastropods from the Eastern Atlantic. *Contributions to Tertiary and Quaternary Geology* **30**(1-2) : 19-27.

Wolff W.J., Gueye A., Meisboom A., Piersma T. & Sall M A., 1987. Distribution biomass, recruitment and productivity of *Anadara senilis* (L) (Mollusca Bivalvia) on the Banc d'Arguin (Mauritania). *Netherlands Journal of Sea Research* **21**(3) · 243-253

Woodward S P , 1856 A Manual of the Mollusca or, Rudimentary Treatise of Recent and Fossil shells, 486 p , John Weale (London).

Yonge C M., 1955. A note on *Arca (Senilia) senilis* Lamarck. *Proceedings of the Malacological Society of London* **31**(5-6) : 202-208

Zabi S.F. & Le Loeuff P , 1992 Revue des Connaissances sur la faune benthique des milieux margino-littoraux d Afrique de l'Ouest. Premiere partie Biologie et Ecologie des Espèces *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* **25**(3) : 209-251.

Haliotis **24** : 109-116 (1995) Société Française de Malacologie

Spread of the introduced freshwater snail *Melanoides tuberculata* (Müller, 1774) on the island of Guadeloupe, French West Indies (Prosobranchia, Thiaridae)

Jean-Pierre POINTIER[1] and Bernard DELAY[2]

ABSTRACT

In 1979, in Guadeloupe, the thiarid snail *Melanoides tuberculata* was discovered for the first time in an urban canal, and also in the overflowing ditches of the Abymes area. Between 1981 and 1985 this species was used in several types of habitats as a competitor agent against *Biomphalaria glabrata* the intermediate snail host of the human schistosome, *Schistosoma mansoni*. A general survey of the Guadeloupe populations in 1986 revealed numerous unassisted introductions of *M. tuberculata* all over the island. As many as 24 sites had been colonized on Basse Terre Island and 18 on Grande Terre. The species was also discovered for the first time in three habitats on Marie-Galante Island. Conchological studies showed the presence of four distinct morphs. Type one morph, which had also been the first invader and which was used in biological control experiments, was found in most of the sites. Type two morph was found at two sites. A third type was found living in syntopy with the first morph in Nogent River and at two sites in Marie Galante island. The last morph was found only in a pond in Marie-Galante. Another malacological survey, carried out in 1992, revealed an invasion of the whole hydrographic system. Colonization had been extended to 39 sites on Basse Terre, 27 sites on Grande Terre and eight sites on the Marie Galante Islands. Nine sites on Basse Terre and Grande Terre Islands harboured polymorphic populations, but the majority of sites were colonized by only one morph, that being the first invader.

INTRODUCTION

The thiarid freshwater snail *Melanoides tuberculata* (Muller, 1774) has demonstratred an impressive capacity to invade a range of tropical aquatic ecosystems. It originates in the Middle East and East Africa and has now spread to all tropical areas (Brown, 1980). It was reported for the first time in the Carribbean area around 1964 (Murray, 1964). More recently, it was discovered on the island of Guadeloupe where an urban canal, Neil Armstrong street, Pointe-à-Pitre city, was colonized in 1979 (Pointier and McCullough, 1989). The origin of this introduction remains unknown, but is probably linked to the aquatic plant trade. Two years later, in 1981, *M. tuberculata* was introduced into a pond of Grande Terre in order to field test its competitive capacities against *Biomphalaria glabrata* (Say, 1818), a snail intermediate host of *Schistosoma mansoni* Sambon, 1906 (Pointier, 1989a). Another introduction was carried out in Grande Terre in 1984 into eight types

[1] Laboratoire de Biologie Marine et Malacologie, URA CNRS 698, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Centre de Biologie Tropicale et Méditerranéenne, Avenue de Villeneuve, F-66860 Perpignan, France.

[2] Laboratoire de Génétique, URA CNRS 327, Institut des Sciences de l'Evolution, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier, France.

of aquatic habitat located in a marshy forest zone, behind a mangrove area (Pointier *et al.*, 1993a). In the same year, *M. tuberculata* was also introduced into seven streams and canals on Basse Terre island. Finally, in 1985, it was introduced into different waterbodies of Désirade island, following the discovery of an autochtonous case of schistosomiasis (Pointier *et al.*, 1991a).

Three main factors seem to determine the invasion process: (i) the biology of the invaders; (ii) the ecological characteristics of the invaded ecosystems and (iii) the type and intensity of human impact. If human impacts appear evident at the beginning of the invasion, its real importance is then difficult to estimate.

Regarding the biology of the invaders, several points deserve particular attention. *M.tuberculata* is classically considered a parthenogenetic species (Jacob, 1957; 1958). More recently, however, populations harbouring variable proportions of males have been found and studied in Israel and Sinaï (Livshits and Fichelson, 1983; Livshits and Wise, 1984; Heller, 1990; Heller and Farstay, 1989; Hodgson and Heller, 1990). On the other hand, this snail presents great conchological variation (Pilsbry and Bequaert, 1927; Benthem Jutting, 1956; Brown, 1980; Starmühlner, 1983). Conchological studies carried out on samples of *M. tuberculata* from several Caribbean islands have shown the presence of stable variations in color, sculpture and shape of the shells (Figs. 1 to 4). Four distinct morphs without intermediate forms have been identified in the Caribbean area and named PAP (from Pointe-à-Pitre canal, Guadeloupe), GOS (from a small stream of the Gosier area, Guadeloupe), FAL (from Falaise River, Martinique) and MAD (from Madame River, Martinique) (Pointier, 1989b).

In 1986, an extensive survey of the Guadeloupe populations showed a rapid extension of the thiarid snail due to unassisted introductions. General surveys were conducted during subsequent years in order to evaluate the success of unassisted invasion by several morphs all over the guadeloupean archipelago.

MATERIALS AND METHODS

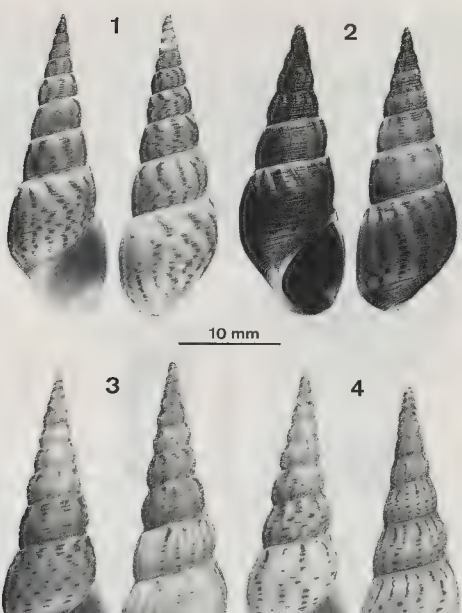
All the aquatic habitats which include rivers, streams, canals, ponds and marshes were inspected in 1986 and subsequent years. At each site snails were sampled using a scoop or were manually collected during ten to 30 minutes according to the site. Samples were preserved in 60% ethanol and shells were cleaned with a commercial solution of sodium hypochlorite (Chlorex) in order to eliminate the periostracum and to carry out conchological studies. Voucher specimens are deposited at the Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins, Museum National d'Histoire Naturelle de Paris.

RESULTS

The PAP morph was the first invader in Guadeloupe and in 1984 it was present in ten sites of Grande Terre island (eight marshes, one pond and one canal) and seven sites of Basse Terre island (streams, rivers and canals) following different introductions which were carried out during the biological control experiments. The discovery of another morph (GOS morph) occurred during the same year in Poucet stream in the Gosier area (Fig. 5).

Two years later, in 1986, an extensive malacological survey showed a rapid extension of the thiarid snail due to unassisted introductions. The PAP morph had colonized 17 sites of Grande Terre island (eight marshes, eight ponds and one canal) and 23 sites of Basse Terre island (streams, rivers and canals). The GOS morph also appeared in Grand Etang pool, Basse Terre (Fig. 5, number 19). A third morph (FAL morph) was discovered at two ponds of Marie-Galante island (Fig. 5, numbers 1-2) and in Nogent River living in syntopy with the PAP morph (Fig. 5, number 8). A fourth morph (MAD morph) was also discovered in a marsh in the small island of Marie-Galante (Fig. 5, number 3).

The latest survey, carried out in 1992, confirmed the invasion of the thiarid snail in all types of habitats throughout most of the guadeloupean archipelago (Fig. 5). The PAP morph was



Figures 1-4 *Melanoides tuberculata* in Guadeloupe. 1· PAP morph; shells pale to dark brown with numerous reddish-brown flames; body whorls slightly rounded with spiral grooves, axial ribs present on the first whorls but disappearng very quickly in the six to seven last whorls. 2 MAD morph, shells pale to dark brown with numerous reddish-brown flames; body whorls slightly rounded with spiral grooves and axial undulating ribs falttening on the latter whorls 3 GOS morph, Shells pale brown with numerous reddish-brown flames and spots; body whorls well rounded with spiral grooves, axial and spiral rows of small tubercles. 4 FAL morph; shells white with numerous reddish-brown flames and spots; body whorls well rounded with spiral grooves, axial and spiral rows of small tubercles.

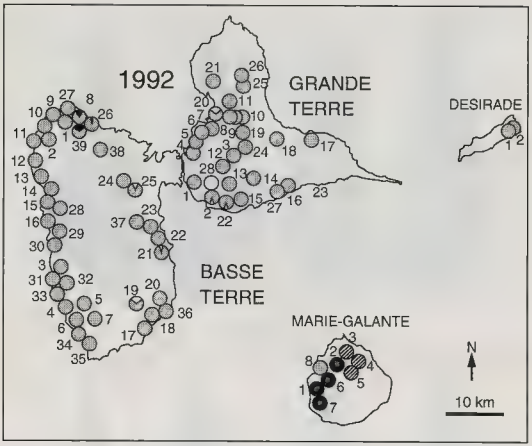


Figure 5 Distribution of *Melanoides tuberculata* in the Guadeloupean archipelago in 1992 The first colonized site was discovered in 1979 in Grande Terre island (number 1). *M. tuberculata* was then introduced into sites numbers 3 to 11 of Grande Terre island and sites numbers 1 to 7 of Basse Terre island between 1981 and 1984 as biological control experiments. Grey circles : PAP morph, white circles : GOS morph; black circles: FAL morph; hatched circles: MAD morph.

GRANDE TERRE island 1-Pointe-à-Pitre canal; 2-Poucet stream; 3-Céligny pond; 4-Jacquot marsh; 5-Belle Plaine marsh, 6-Gaoza marsh; 7-Dans Fond marsh; 8-Geffrier marsh; 9-Blain marsh; 10-Dubelloy marsh, 11-Pico marsh . 12.- Lambert pond; 13.- Tombeau pond; 14.-Jacotière pond; 15.- Saint-Félix pond; 16.- Grandmaison pond; 17.- Moule pond, 18 - Acomat pond, 19.- Jabrun pond, 20.- Decosthère spring; 21 - Gaschet stream; 22 - Grande Ravine stream 23.- Favreau pond, 24 - Fidélin pond. 25 - Besnard pond, 26 - Bourdon pond; 27.- Montmain marsh, 28.- Mare A Boire pond.

BASSE TERRE Island . 1 - Pinaud River, 2 - Couleuvre stream, 3 - Beaugendre River, 4 - Corsaires stream; 5.- Bouvier canal, 6 - Bologne canal; 7.- Dain canal; 8 - Nogent River, 9 - La Perle River, 10.- Ziotte River; 11.- Forban River, 12.- Ferry River, 13 - Baille Argent River; 14.- Caillou River, 15 - Petite Plaine River; 16 - Mahaut River; 17.- Bananier River; 18.- Saint-Sauveur River; 19.- Grand Etang Lake; 20 - Pérou River, 21 - Petite Rivière à Goyaves River; 22 - La Rose River; 23 - Agette River, 24 - Grande Rivière à Goyaves River, 25 - Lézarde River; 26.- Salée River; 26 - Grande Rivière à Capesterre River; 27.- Vieux Fort River; 28 - Grande Plaine River; 29.- Bois Mahler River, 30.- Bouillante River, 31.- Vieux Habitants River, 32.- Plessis River, 33.- Baillif River, 34.- Pères River; 35- Sens River, 36 - Carbet River, 37.- Moustique River; 38 - La Débauchée River; 39 - Madame River

MARIE-GALANTE Island: 1 - Grand-Anse pond, 2 - Les Sources River, 3 - Vangout marsh; 4 - Grand Bassin reservoir; 5.- Etang Bambou pool; 6.- Maréchal pond; 7.- Roussel pond; 8 - Saint-Louis reservoir

DESIRADE Island. 1.- Tank/stream system in Mahault, 2.- Spring of the old leprosarium. The species was introduced to sites 1 in 1985 and 2 in 1988 for a biological control experiment.

strongly dominant in Grande Terre (26 sites) as in Basse Terre island (39 sites). The FAL morph was present in three streams of Basse Terre living in syntopy with the PAP morph (Fig. 5, numbers 8-26-39) and the GOS morph was also found living in syntopy with the PAP morph in Grand Etang pool and in two streams of Basse Terre (Fig. 5, numbers 19-21-25). In Grande Terre island, three populations of the GOS morph were living in syntopy with the PAP morph and a monomorphic population of this morph was discovered in a pond (Fig. 5, numbers 2-20-22-28). The situation is different in Marie-Galante island where the FAL morph was found in three ponds and one stream (Fig. 5, numbers 1-2-6-7), the MAD in two ponds and one marsh (Fig 5, numbers 3-4-5) and the PAP in a reservoir (Fig. 5, number 8).

The frequency of some morphs living in syntopy was followed in Nogent River, Basse Terre island, between 1986 and 1993 (the FAL and PAP morphs), and in Decostière spring, Grande Terre island, between 1989 and 1993 (the GOS and PAP morphs) . The FAL morph which was dominant in 1986 in the Nogent River, was strongly reduced in 1989 but maintained its populations at a low level during subsequent years (Fig. 6). The GOS morph appeared at the beginning of 1991 in Decostière spring and shared the habitat with the PAP morph in 1992 and 1993 (Fig. 7).

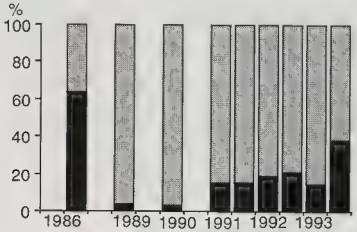


Figure 6. Frequency fluctuations of several morphs of *Melanoides tuberculata* in Nogent River, Guadeloupe Black histograms: FAL morph; grey histograms. PAP morphs.

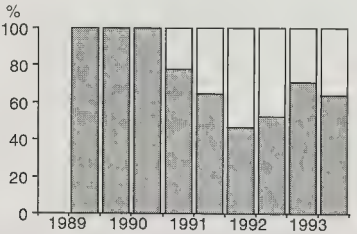


Figure 7 Frequency fluctuations of several morphs of *Melanoides tuberculata* in Decostière spring White histograms: GOS morph; grey histograms· PAP morphs.

DISCUSSION AND CONCLUSION

Two main advantages have been proposed to explain why plants which are capable of uniparental reproduction, would be effective colonizers. The first one is the ability to start reproducing colonies following long-distance dispersal of a single individual. Secondly uniparental reproduction allows the rapid fixation and multiplication of an adapted genotype (Barrett and Richardson, 1986). Other observations also indicate a direct advantage to chromosome increase (Lokki and Saura, 1980).

M. tuberculata has the biological characteristics and reproduction systems of a good invader. It is a polyploid snail mainly reproducing by parthenogenesis (Jacob, 1957; 1958). Variable rates of males were found in some Israelian populations, but their significance both during and following the invasion of new habitats is not known (Heller and Farstay, 1989). If males are introduced with the invaders and contribute to reproduction, they may further the appearance of new genotypes and may invigorate the colonisation of new habitats.

Some ecological characteristics of invaders have been observed by Newsone and Noble (1986): commensalism, occupation of disturbed habitats, longevity of individuals and escape from predators. These authors also emphasized the role of man in the introduction process. *M. tuberculata* has some of these ecological characteristics. It is mainly introduced into new areas with aquatic plants favoured by aquarists, and subsequently released accidentally to new habitats (Madsen and Frandsen, 1989). The rapid colonization of man-made habitats such as garden ponds, artificial lakes, irrigation systems, shows its capacity to invade these disturbed habitats. Other local dispersal agents such as aquatic birds, flooding, etc.., may exist, but they have not been properly identified.

Mean life expectancies of *M. tuberculata* as high as one to three years and according to the type of habitat or under laboratory conditions have been recorded (Pointier *et al.*, 1993a). This parameter as well as the breeding of young in a brood pouch may favour the invasion. Reproduction rates are poor when compared with pulmonate snails, but the survival of young snails tends to be very high (Pointier *et al*, 1991b). Field observations carried out on the Carribbean islands showed an absence of predators, snail populations being regulated particularly by floods during the rainy season (Pointier *et al.*, 1993).

Some data are available on the Caribbean distribution of the four morphs which have been recognized in the Guadeloupean archipelago between 1979 and 1993 (Figs. 1 to 4). The MAD morph has been collected in Cuba, Dominican Republic, Dominica, Martinique, Saint Lucia and Venezuela where it seems to be the most common form. The PAP morph has been found in Dominican Republic, Martinique and very recently in Venezuela. The FAL morph , is known only from the French island of Martinique and the GOS morph from Dominican Republic (Pointier, 1989b). The conchological polymorphism observed within the *M. tuberculata* populations in the small French islands of Martinique and Guadeloupe probably derives from several introductions of different origins; this contrasts markedly with the presence of usually of monomorphic populations found in the larger islands or countries. The sharp increase of trade in aquarium plants, observed in the well developed French islands during the last two decades, may explain the importance of this phenomenon.

In Martinique the invasion pattern was different from that of Guadeloupe. On this island, one of the first invaders was the FAL morph. In 1986, 12 out of 37 sites harboured polymorphic populations of FAL/PAP, MAD/PAP or FAL/PAP/MAD and the 25 remaining sites housed only one morph; 18 FAL, six PAP and one MAD. From 1986 to 1992 a large reduction of monomorphic FAL populations (18 to 2 sites) occurred whereas PAP and MAD increased (Pointier *et al*, 1993). In Guadeloupe, the first invader was the PAP form; it remained strongly dominant between 1986 and 1992 in spite of the presence of the FAL and GOS morphs in some sites. These results confirm the observations in Martinique and the dominance of the PAP morph. The presence of three morphs in the very small island of Marie-Galante is surprising because it is sparsely populated and trade activities are much more restricted than in Guadeloupe. However, numerous ponds and marshes are

present in Marie-Galante and the role of aquatic birds may have contributed to the spread of the snail populations as pointed out by Boag (1986).

As in Martinique, *M. tuberculata* is now the most common freshwater snail in lotic and lentic habitats of the Guadeloupean archipelago. Its spread was spectacular in the rivers and streams of Basse Terre island as well as in the ponds and marshes of Grande Terre and Marie-Galante islands which demonstrates the very large ecological plasticity of this species. The consequences of this invasion in the Caribbean area can now be considered as positive from a human perspective, because this snail has eliminated or strongly reduced populations of *B. glabrata*, the snail host of intestinal schistosomiasis in several habitats such as dasheen marsh/streams (Prentice, 1983), water-cress beds (Pointier *et al*, 1989; Pointier and Guyard, 1992; Pointier *et al*, 1993), ponds (Pointier, 1989a), springs and small streams (Pointier *et al*, 1991). Moreover, there is no negative impact on aquatic macrophytes because *M. tuberculata* feeds on fine detritus, epiphytic algae and decaying plants (Madsen, 1992). The diet of the thiarid snails is essentially the same as that of the pulmonate species which may explain the success as competitors observed during field biological control experiments. Other local freshwater snails include four species belonging to the Ampullariidae and Neritidae families (*Pomacea glauca* (Linné, 1758); *Neritina virginea* (Linné, 1758); *N. punctulata* Lamarck, 1816 and *Neritillia succinea* (Recluz, 1841), as well as four species of Planorbidae: *Biomphalaria schrammi* (Crosse, 1864); *Drepanotrema lucidum* (Pfeiffer, 1839); *D. depressissimum* (Moricand, 1839) and *D. cimex* (Moricand, 1837). At the present time these snails, which are not endemic, do not seem to be threatened with extinction.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work received financial support from the United Nations Development Programme/World Bank/World Heath Organization Programme for Research and Training in Tropical Diseases (TDR). We also thank Dr Fergus McCullough, formerly Senior Scientist, W.H.O., for his kind collaboration.

REFERENCES

Barrett S.C.H. & Richardson B.J., 1986. *Genetic attributes of invading species. - In:* Groves R.H. and Burdon J.J. (eds). Ecology of biological invasions. Australian Academy of Sciences, Canberra, pp. 21-33.

Benthem-Jutting W.S.S. (Van)., 1956. Revision of freshwater gastropods. *Treubia* **23** (2): 259-477.

Boag D.A., 1986. Dispersal in pond snails: potential role of waterfowl. *Canadian Journal of Zoology* **64**: 904-909.

Brown D.S., 1980. *Freshwater snails of Africa and their medical importance*. Taylor and Francis, London, 487 pp.

Heller J. & Farstay V., 1989. A field method to separate males and females of the freshwater snail *Melanoides tuberculata*. *Journal of Molluscan Studies* **55**: 427-429.

Heller J., 1990. Sexual and parthenogenetic populations of the freshwater snail *Melanoides tuberculata* in Israël. *Israël Journal of Zoology* **37**: 75-87.

Hodgson A.N. & Heller J., 1990. Spermatogenesis and sperm structure of the normally parthenogenetic freshwater snail *Melanoides tuberculata*. *Israël Journal of Zoology* **37**: 31-50.

Jacob J., 1957. Cytological studies of Melaniidae (Mollusca) with special reference to parthenogenesis and polyploidy. I. Ontogenesis of the parthenogenetic species of *Melanoides* (Prosobranchia-Gastropoda). *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* **63**: 341-352.

Jacob J.,-1958. Cytological studies of Melaniidae (Mollusca) with special reference to parthenogenesis and polyploidy. II. A study of meiosis in the rare males of the polyploid race of *M. tuberculata* and *M. lineatus*. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* **63**: 433-444.

Livshits G. & Fichelson L., 1983. Biology and reproduction of the freshwater snail *Melanoides tuberculata* (Gastropoda : Prosobranchia) in Israël. *Israël Journal of Zoology* **32**: 21-35.

Livshits G. & Wise G.S., 1984. Genetic similarity and diversity of parthenogenetic and bisexual populations of the freshwater snail *Melanoides tuberculata* (Gastropoda: Prosobranchia). *Biological Journal of the Linnean Society* **23**: 41-54.

Lokki J. & Saura A., 1980. *Polyploidy in insect evolution.* - *In:* Lewis, W.H. (ed.). Polyploidy biological relevance. Plenum Press, New York, pp. 277-312.

Madsen H., 1992. Food selection by freshwater snails in the Gezira irrigation canals Sudan. *Hydrobiologia*, 228: 203-217.

Madsen H. & Frandsen F., 1989. The spread of freshwater snails including those of medical and veterinary importance. *Acta Tropica* **46**: 139-146.

Murray H.D., 1964. *Tarebia granifera* and *Melanoides tuberculata* in Texas. *American Malacological Union Inc.: Annual Reports* 1964 : 15-16.

Newsone A.E. & Noble I.R., 1986. *Ecological and physiological characters of invading species.* - In: Groves, R.H. and Burdon, J.J. (eds.). Ecology of the biological invasions. Australian Academy of Sciences, Camberra, pp. 2-20.

Pislbry H.A. & Bequaert J., 1927. The aquatic mollusks of the Belgian Congo. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **53** (2): 69-102.

Pointier J.P. 1989a., Comparison between two biological control trials of *Biomphalaria glabrata* in a pond in Guadeloupe, French West Indies. *Journal of Medical and Applied Malacology* **1**: 83-95.

Pointier J.P., 1989b. Conchological studies of *Thiara (Melanoides) tuberculata* (Mollusca : Gastropoda : Thiaridae) in the French West Indies. *Walkerana* **3** (10): 203-209.

Pointier J.P. & Guyard A. 1992. Biological control of the snail intermediate hosts of *Schistosoma mansoni* in Martinique, French West Indies. *Tropical Medicine and Parasitology* **43** (2): 98-101.

Pointier J.P. & McCullough F. 1989. Biological control of the snail hosts of *Schistosoma mansoni* in the Caribbean area using *Thiara spp. Acta Tropica* **46**: 147-155.

Pointier J.P. Guyard A. & Mosser A., 1989. Biological control of *Biomphalaria glabrata* and *B. straminea* by the competitor snail *Thiara tuberculata* in a transmission site of schistosomiasis in Martinique, French West Indies. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* **83** (3): 263-269.

Pointier J.P., Frédéric M. & Mazille V., 1991a. Biological control of *Biomphalaria glabrata* by *Melanoides tuberculata* on Désirade island, French West Indies. *Journal of Medical and Applied Malacology* **3**: 49-52.

Pointier J.P., Toffart J.L. & Lefèvre M., 1991b. Life tables of freshwater snails of the genus *Biomphalaria* (*B. glabrata, B. alexandrina, B. straminea*) and of one of its competitors *Melanoides tuberculata* under laboratory conditions. *Malacologia*. **33**(1/2): 43-54.

Pointier J.P., Delay B., Toffart J.L., Lefèvre M. & Romero-Alvarez R., 1992. Life history traits of three morphs of *Melanoides tuberculata* (Mollusca: Gastropoda: Thiaridae) an invading snail in the French West Indies. *Journal of Molluscan Studies* **58**: 415-423.

Pointier J.P., Théron A. & Borel G., 1993a. Ecology of the introduced snail *Melanoides tuberculata* (Gastropoda: Thiaridae) in relation to *Biomphalaria glabrata* in the marshy forest zone of Guadeloupe, French West indies. *Journal of Molluscan Studies* 59: 421-428.

Pointier J.P., Thaler L., Pernot A.F. & Delay B., 1993b. Invasion of the Martinique island by the parthenogenetic snail *Melanoides tuberculata* and the succession of morphs. *Acta Oecologica* **14**(1): 33-42.

Prentice M.A., 1983. Displacement of *Biomphalaria glabrata* by the snail *Thiara granifera* in field habitats in St Lucia, West Indies. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* **77**: 51-59.

Starmühlner F., 1983. Results of the hydrobiological mission 1974 of the Zoological Institute of the University of Vienna. *Annales Naturhistorische Museum von Wien* **84B**: 127-249.

R 1 AVR. 1995

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Normes diverses

Les noms de taxa devront être cités et utilisés conformément au Code International de Nomenclature Zoologique (édition de 1985). Les noms génériques ou spécifiques seront écrits en *italique*, les noms de familles ou de divisions d'un rang plus élevé, en caractères normaux. Un nom spécifique, générique ou familial apparaissant pour le première fois dans le texte devra être accompagné de son auteur et date de publication. On évitera les tournures de phrases donnant lieu à confusion entre une référence bibliographique et l'auteur et date d'un taxon.

La bibliographie comprendra toutes les références citées dans le texte, et uniquement celles-ci. Toutefois, les références citées uniquement en tant qu'auteur et date d'un taxon ne sont pas obligatoirement incluses dans la bibliographie. Les titres des périodiques doivent apparaître *in extenso*. Les références seront citées selon un des modèles suivants:

Bourguignat J.R., 1857. Aménités malacologiques. *Revue et magasin de zoologie* (2)9: 3-31, pl. 1-4.

Swofford D.L. & Olsen G.J., 1990. Phylogeny reconstruction. *In:* Molecular systematics. (D.M. Hillis & C. Morris, eds.) : 411-501. Sinauer Associates, Sunderland, Massachussets.

Dans le texte, on citera les références sous la forme "... selon Hall (1986)... ", " (Hall and Smith, 1986)", (Richardson *et al.*, 1985)...". Pour plusieurs articles d'un même auteur et d'une même date, on utilisera la forme "1985a, 1985b..."

Les tirés-à-part devront être commandés au moment des épreuves. Pour chaque article, 25 tirés-à-part gratuits seront envoyés aux auteurs. Des tirés-à-part supplémentaires, payants, pourront être commandés au même moment.

Comité de rédaction

Patrick ARNAUD	Station Marine d'Endoume, Rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille
Alan BEBBINGTON	3 Crawley Lane, Uley, Nr Dursley, Glos GL11 5 BJ, GrandeBretagne
Alain BODOY	IFREMER, Rue de l'Ile d'Yeu,B.P. 1049 - 44037 Nantes cedex 01
Pio FIORONI	Universität Münster, Institut für Spezielle Zoologie und Vergleichende Embryologie, Hüfferstraße 1, D-48149 Münster, Allemagne
Serge GOFAS	Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie, 55 rue de Buffon, 75005 Paris
Marcel LE PENNEC	Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences , 6 avenue Le Gorgeu, 29283 Brest cedex
Pierre LUBET	Laboratoire de Zoologie, I.B.B.A., Faculté des Sciences, 14032 Caen cedex
Mathieu POULICEK	Laboratoire d'Ecologie marine, Institut de Zoologie, Université de Liège, 22 Quai van Beneden, B - 4020 Liège, BELGIQUE
JeanTARDY	Laboratoire de Biologie, Biochimie marines et Phytoécologie, IUT, Rue François de Vaux de Foletier, 17026 La Rochelle cedex
Nardo VICENTE	C.E.R.A.M., Faculté des Sciences et Techniques, de Saint Jérôme, 13397 Marseille cedex 13

Directeur de la publication : Jean TARDY, Président de la S.F.M.
Coordonnateur de ce volume : Serge GOFAS
Société Française de Malacologie - siège : 55, rue Buffon, F-75005 Paris
ISSN : 0397.765 X
Achevé d'imprimer sur les presses de l'Imprimerie de Montligeon
Dépôt légal n° 17094 - Février 1995

Sommaire

E. STROBEN, U. SCHULTE-OEHLMANN, P. FIORONI & J. OEHLMANN
A comparative method for easy assessment of coastal TBT pollution by the degree of imposex in Prosobranch species 1

M.-J. DARDIGNAC-CORBEIL & J. PROU
A propos des problèmes de captage de naissain de moules (*Mytilus edulis* L.) dans le Pertuis Breton de 1989 à 1991 : Observations préliminaires 13

K. BOUBEZARI & Y.-M. ABADA-BOUDJEMA
Densité et biomasse comparées de deux espèces de moules: *Mytilus galloprovincialis* (Lmk.) et *Perna perna* (L.) dans trois moulières naturelles de la région d'Alger 33

E. NAVARRO & J.I.P. IGLESIAS
Energetics of reproduction related to environmental variability in bivalve molluscs 43

G.-A. PORTERES & J. TARDY
Feeding processes in young short-neck clam *Ruditapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850) fed on living yeast : digestion and absorption 57

M. BLANCHARD
Origine et état de la population de *Crepidula fornicata* (Gastropoda Prosobranchia) sur le littoral français 75

J.R. CANTERA K. & P.M. ARNAUD
Coral reef associated molluscan assemblages in Gorgona island, Colombian Pacific coast 87

P. LOZOUET & D. GOURGUES
Senilia (Bivalvia: Arcidae) et *Anazola* (Gastropoda: Olividae) dans le Miocène d'Angola et de France, témoins d'une paléo-province Ouest-Africaine 101

J.-P. POINTIER & B. DELAY
Spread of the introduced freshwater snail *Melanoides tuberculata* (Müller, 1774) on the island of Guadeloupe, French West Indies (Prosobranchia, Thiaridae) 109

Ce volume contient pour partie des articles issus du IXe congrès de la Société Française de Malacologie (La Rochelle, juillet 1993)